Nouvelle Série, Tome XII, Fasc. 1-2 1977

REVUE ALGOLOGIQUE

LABORATOIRE DE CRYPTOGAMIE
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
12, RUE DE BUFFON - 75005 PARIS

Publication Trimestrielle *Sorti des presses le 31 juillet 1977*

COMITÉ DE LECTURE

Mme F. ARDRÉ, MM. M. CHADEFAUD, A. COUTÉ, J. FELDMANN, Mmes P. GAYRAL, M.-Th. L'HARDY, MM. F. MAGNE, R. MESLIN.

Copyright © 1977. *Revue Algologique.*

Éditeur : A. D. A. C.

MNHN, Paris

Nouvelle Série, Tome XII, Fasc. 1-2 1977

REVUE ALGOLOGIQUE

Fondée en 1922 par P. ALLORGE et G. HAMEL

Directeurs : P. BOURRELLY et R. LAMI

Secrétariat de Redaction : M. RICARD

SOMMAIRE

P. BOURRELLY. — *Gonatozygon chadefaudii*, nouvelle espèce de la Guyane (Zygophyceae, Closteriaceae) 3

M. RICARD et D. MAURER. — Un nouvel et intéressant biotope de *Coenobiodiscus muriformis* Loeblich III (Diatomée centrique) 9

FELDMANN, G. FELDMANN et G. GUGLIELMI. — Nouvelles observations sur l'ultrastructure des synapses des Rhodophycées 11

PEYRIERE. — Infrastructure des synapses du *Griffithsia flosculosa* (Ellis) Batters et de quelques autres Rhodophycées Floridées 31

GIRAUD et J. CABIOCH. — Caractères généraux de l'ultrastructure des Corallinacées (Rhodophycées) 45

MAGNE. — La reproduction sexuée chez l'*Acrochaetium asparagopsidis* (Chemin) Papenfuss, Rhodophycée 61

. ARDRÉ. — Sur le cycle du *Schizymenia dubyi* (Chauv. ex Duby) J. Ag. (Némastomacée, Gigartinale) 73

. CARAM. — Quelques observations nouvelles sur le cycle de reproduction du *Cutleria adspersa* (Mert.) De Notaris (Phéophycées, Cutlériales) des côtes françaises 87

. GAILLARD et M.-Th. L'HARDY-HALOS. — A propos de la morphogenèse du *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lam. (Phéophycée, Dictyotale); phénomènes corrélatifs mis en évidence sur les tronçons apicaux isolés expérimentalement 101

M. KNOEPFFLER-PÉGUY. — Polymorphisme et environnement chez les *Feldmannia* (Ectocarpacées) 111

P. BOURRELLY. — ANALYSES BIBLIOGRAPHIQUES 129

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

NOTE

Changement de nom chez deux Desmidiées africaines.

Alain COUTÉ et Geneviève ROUSSELIN *

Le Professeur PRESCOTT, que nous remercions bien vivement, nous a signalé qu'il existait déjà un *Staurastrum ophiura* var. *minus* Prescott et Scott (*Trans. Am. Micros. Soc.*, 1942, 61 (1) : 23, pl. III, fig. 9), et un *Xanthidium cristatum* var. *delpontei* fo. *africana* Schmidle (1898, *Engler's Bot. Jahrb.* 26 : 42, pl. III, fig. 8).

Afin d'éviter toute confusion et toute synonymie nous changerons donc le nom de *Staurastrum ophiura* var. *minor* nov. var. (Couté et Rousselin, 1975, *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* n° 277, Bot. 21 : 126, pl. XIV, fig. 9) en *Staurastrum ophiura* var. *nigerensis* nom. nov. et celui de *Xanthidium cristatum* var. *africanum* (Couté et Rousselin, 1975, *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* n° 277, Bot. 21 : 114, pl. XI, fig. 3) en *Xanthidium cristatum* var. *subafricanum* nom. nov.

* Laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle et L.A. C.N.R.S. n° 257, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.

Source : MNHN, Paris

GONATOZYGON CHADEFAUDII, NOUVELLE ESPECE DE LA GUYANE (ZYGOPHYCEAE, CLOSTERIACEAE)

P. BOURRELLY *

RÉSUMÉ. — L'auteur décrit une nouvelle espèce de *Gonatozygon* à épines bifides, *G. chadefaudii*, voisin de *G. dicranoaculeatum*. Cette espèce est dédiée au Professeur M. CHADEFAUD à l'occasion de son jubilé scientifique. Ensuite est précisée la position systématique du genre *Gonatozygon* à l'intérieur de la classe des Zygophycées.

SUMMARY. — A new species of *Gonatozygon, G. chadefaudii* dedicated to Pr. M. CHADEFAUD, is described from French Guyana. It is similar to *G. dicranoaculeatum* by the presence of bifurcated spines on its membrane. But it differs with this species by the dimensions of the spines and by the different structure of its chromatophores.

Notre collègue, Francis HALLÉ, lors d'une mission en Guyane Française, en octobre 1962, nous a fait parvenir une récolte d'algues provenant du marais Yiyi. Francis HALLÉ, que nous remercions vivement, nous a donné quelques renseignements sur la station de récoltes : «le marais Yiyi se trouve sur la côte, mais à l'abri de la mer, entre Sinnamary et Mana; la route de Saint-Laurent-du-Maroni à Cayenne le traverse sur la digue Yiyi. Ce marais fait partie d'une bande de «savanes» plus ou moins inondées qui longe la côte guyanaise à peu de distance de la mer. Il a une végétation herbacée, souvent flottante, qui lui donne par endroits un aspect de prairie. Le *Montrichardia arborescens* (Araceae), les Nénuphars, les Utriculaires, les Cypéracées et le *Genipa americana* (Rubiaceae) en sont les espèces banales. Les sauriens et les moustiques y foisonnent.»

Cette récolte dont l'étude est en cours, s'est révélée particulièrement riche en Desmidiacées d'eau acide : ainsi le genre *Micrasterias* y est représenté par 10 taxons. Nous y avons rencontré une espèce nouvelle du genre *Gonatozygon*. En parfait accord avec le collecteur, Francis HALLÉ, qui m'écrit : «je suis vraiment

* Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.

Rev. Algol., N. S., 1977, XII, 1-2 : 3-8.

Source : MNHN, Paris

heureux que mes récoltes contiennent une espèce nouvelle et que cette espèce puisse être dédiée à Monsieur M. CHADEFAUD qui a joué un rôle important dans ma décision de devenir botaniste et dont les cours restent pour moi un modèle du genre», je nommerai cette espèce *Gonatozygon chadefaudii.*

Gonatozygon chadefaudii nov. sp.

Diagnose latine *Cellula cylindrica cum dilatato densoque apice.*
Long. : 180-280 µm, lat. : 11-14 µm. Membrana cum spinis (long. : 2-3µm) bifidis litterae Y similibus ornata.
Semicellulae chromatophorus centralis et axe parallelus cum 5-6 processibus longitudinalibus, 6-9 pyrenoidos fert.
Cellula productionis zonas suturasque monstrat.
A specie G. dicranoaculeatum dimensionibus minoribus processionibus suturis et chromatophori constructione differt.
E palude Yiyi (Guyane Française).
Iconotypus : fig. 1-6.

Gonatozygon chadefaudii a des cellules cylindriques de 180-240-280 µm de longueur pour une largeur de 11-14 µm (sans les aiguillons). L'apex plat est très légèrement dilaté et sa membrane épaissie. La cellule présente le plus souvent des zones d'élongation bien visibles. Elle est ornée d'épines bifurquées en Y, de courte taille (2 à 3 µm).

A l'apex les épines bifides disparaissent et sont remplacées par de courts granules pointus. En coupe optique l'apex épaissi semble formé par la coalescence des épines.

Le noyau est central, le plaste axial présente une série régulière de 6 à 9 pyrénoïdes par hémisomate; il n'est pas en lame, mais massif avec 5-6 crêtes longitudinales comme chez les *Closterium.*

Dans le genre *Gonatozygon* (PRESCOTT et coll., 1972; RUZICKA, 1970) une seule espèce possède des épines bifides : c'est le *G. dicranoaculeatum* Thomasson (1966) signalé dans le lac Shiwa Ngandu (Zaïre). Cette espèce africaine est de taille différente de la nôtre : 244 µm x 28 µm (rapport longueur/largeur 8,5) et les aiguillons sont très longs : 12 µm. Nous avons chez *G. chadefaudii* un rapport L/l de 16-20, et les épines sont très courtes : 2 à 3 µm, soit 5 à 6 fois plus courtes que la largeur de la cellule. De plus l'espèce africaine a des apex minces, du type classique (comme chez *G. monotaenium* par exemple), un plaste rubané et n'a pas de zone d'élongation visible.

Nous craignons cependant que les dimensions données pour *G. dicranoaculeatum* soient inexactes (sans doute faute d'impression typographique). En effet les photographies données par THOMASSON (Pl. IV, fig. 13-14) montrent des cellules dont le rapport L/l est d'environ 20. Nous avons aussitôt écrit à notre collègue et ami le Dr. K. THOMASSON, qui a précisé les dimensions exactes de *G. dicranoaculeatum* :

Longueur : 244 µm, largeur 10-12 µm, longueur des aiguillons 5-6 µm. Notre

Source : MNHN, Paris

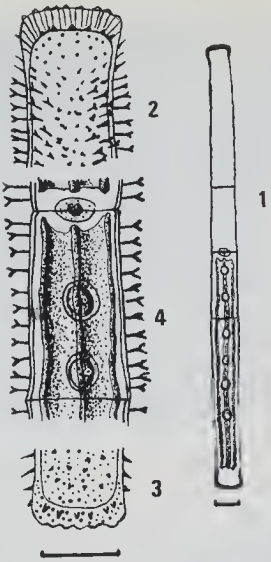


Fig. 1. – *Gonatozygon chadefaudii* : une cellule à faible grossissement montrant les sutures et le plaste dans un hémisomate. Fig. 2-3. – détail de l'apex. Fig. 4. – partie centrale de la cellule avec isthme et une zone d'élongation.

nouvelle espèce diffère donc de l'espèce africaine par l'aspect de l'apex, les petites dimensions des épines, la présence des sutures et la structure du plaste. Notre nouvelle espèce, par ses sutures et la morphologie des plastes rappelle le genre *Penium* et particulièrement le *Penium gonatozygiforme* Claassen (1976). Cependant épaississements polaires et épines bifides sont des caractères de *Gonatozygon*.

Place systématique du genre *Gonatozygon*

La place systématique du genre *Gonatozygon* reste controversée. La plupart des auteurs le rangent dans une famille spéciale des *Gonatozygaceae*, de l'ordre

Source MNHN Paris

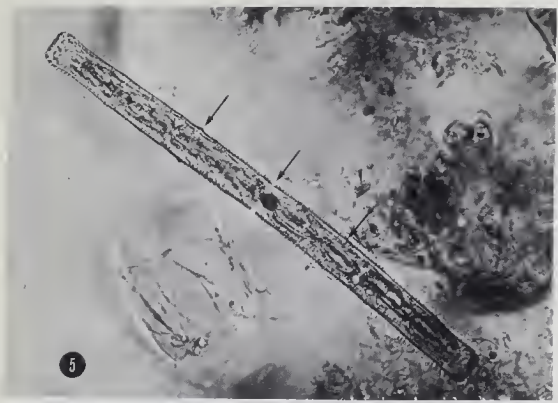


Fig. 5. – Photographie d'une cellule à faible grossissement : les flèches indiquent les sutures.
Fig. 6. – Détail d'un hémisomate : les flèches indiquent les sutures.

Source MNHN, Paris

des *Desmidiales* (RUZICKA, 1970; MIX, 1972) ou dans celui des *Zygnematales* (CHRISTENSEN, 1962; BOURRELLY, 1966) ou enfin dans un ordre particulier des *Conatozygales* (FOTT, 1971). D'après les travaux de MIX (1972) sur la structure fine des membranes de ces algues et le mode de jonction des hémisomates, *Penium, Conatozygon* et *Closterium* ont une évidente parenté. Ceci explique que dans la deuxième édition de notre mémoire sur les Algues d'eau douce (1972, p. 554-555) nous ayons divisé l'ordre des *Desmidiales* en deux familles 1) *Closteriaceae* avec *Conatozygon, Penium*, *Closterium* 2) *Desmidiaceae* pour les genres à hémisomates agrafés sans zone d'élongation. Le nom de *Closteriaceae* a été utilisé dès 1831 par EHRENBERG comme nom de famille sous la forme Closteriées, modifiée en Closteriacées par MARCHAND en 1895.

Quant au nom de la classe groupant les algues Conjuguées, là aussi deux tendances s'affrontent : les tenants de *Conjugatae* qui deviendra *Conjugatophyceae* et ceux de *Zygophyceae*. Remarquons cependant que ROUND désirant que les noms de classes dérivent d'un nom de genre, après avoir accepté (1963) le nom de *Conjugatophyceae*, a créé pour cette classe en 1971, le terme de *Zygnemaphyceae*.

Personnellement, à la suite de CHADEFAUD (1960) qui a ressuscité le vieux nom *Zygophyceae* tombé en désuétude, nous préférons ce dernier terme.

Le vocable *Conjugatophyceae* a été utilisé par ROTHMALER (1951) et n'est qu'une modification de *Conjugatophyta* de WETTSTEIN (1935), celui de *Zygophyceae* a été créé par STIZENBERGER (1860) comme nom d'ordre et repris par RABENHORST en 1868. Il suffit de l'accepter tel quel, avec sa diagnose latine (RABENHORST, 1868, p. 101) et d'élever cet ordre au rang de classe.

Ce nom a pour nous toutes les qualités : ancienneté, priorité et de plus formation linguistique correcte. Il nous semble impossible de ne pas l'adopter.

Je suis donc très heureux, à l'occasion de son jubilé, de dédier cette *Zygophyceae, Desmidiales, Closteriaceae* au Professeur M. CHADEFAUD, en marque de sympathie et d'admiration pour son œuvre scientifique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOURRELLY, P., 1966 — Les algues d'eau douce, I. Les algues vertes. Paris, Boubée éd. 511 p.

BOURRELLY, P., 1972 — Les algues d'eau douce, I. Les algues vertes. Réimpression revue et augmentée. Paris Boubée éd., 572 p.

CHADEFAUD, M., 1960 — Traité de Botanique systématique, I. Les végétaux non vasculaires. Paris, Masson éd., 1016 p.

CHRISTENSEN, T., 1962 — Botanik, Bd II, 2, Alger, København, 178 p.

CLAASSEN, M. I., 1976 — Freshwater algae of southern Africa : 3 *Pleurotaenium breve* Racib. var. *engleri* (Schm.) Krieg. and *Penium gonatozygiforme* Claassen sp. nov. from Transvaal. *Journ. S. Afri. Bot.* 42 (4) : 377-382.

Source : MNHN, Paris

FOTT, B., 1971 — Algenkunde, Iena, G. Fischer Verl. 581 p.

MARCHAND, L., 1895 — Synopsis et tableau synoptique des familles composant la classe des Phycophytes, Paris, Soc. éd. Sc., 20 p.

MIX, M., 1972 — Die Feinstruktur der Zellewände bei Mesotaeniaceae und Gonatozygaceae mit einer vergleichen Betrachtung der verschieden Wandtypen der Conjugatophyceae und über deren systematischen Wert. *Ark. Mikrobiol.* 81 : 197-220.

PRESCOTT, G. W., CROASDALE, H. T. et VINYARD, W. C., 1972 — Desmidiales, part. I. Saccodermae, Mesotaeniaceae. North American Flora, ser. II, part 6. *New-York bot. Garden* : 1-84.

RABENHORST, L., 1868 — Flora europaea algarum aquae dulcis et submarinae, sect. III. Lipsiae, 461 p.

ROTHMALER, W., 1951 — Die Abteilungen und Klassen der Pflanzen. Feddes Repert. 54 (2/3) : 256-266.

ROUND, F. E., 1963 — The taxonomy of the Chlorophyta. *Brit. Phycol. Bull.* 2 (4) : 224-235.

ROUND, F. E., 1971 — The taxonomy of the Chlorophyta II. *Brit. Phycol. J.* 6 (2) : 235 264.

RUZICKA, J., 1970a — Zur Taxonomie und Variabilität der Familie Gonatozygaceae 1, 2. *Preslia* 42 : 1-15.

RUZICKA, J., 1970b — Zur Taxonomie und Variabilität der Familie Gonatozygaceae 3, Taxonomie der Arten *Gonatozygon pilosum* Wolle, *G. aculeatum* Hastings und *G. monotaenium* de Bary. *Preslia* 42 : 201-214.

STIZENBERGER, E., 1860 — Dr. L. Rabenhorst's Algen Sachsens resp. Mitteleuropa's systematisch geordnet. Dresden, 41 p.

THOMASSON, K., 1966 — Phytoplankton of Lake Shiwa Ngandu. Expl. Hydrobiol. Banweolo-Luapula, vol. IV, fasc. 2, Bruxelles, 91 p., 21 pl.

WETTSTEIN, R., 1935 — Handbuch der Systematischen Botanik. Leipzig u. Wien, 1152 p.

Source : MNHN, Paris

UN NOUVEL ET INTÉRESSANT BIOTOPE DE *COENOBIODISCUS MURIFORMIS* LOEBLICH III (DIATOMÉE CENTRIQUE)*

M. RICARD et D. MAURER **

RÉSUMÉ. – La diatomée centrique coloniale marine, rare et originale, *Coenobiodiscus muriformis* Loeblich III, signalée uniquement sur les côtes de Californie, dans la baie de San Diégo, a été récoltée à plusieurs reprises dans un biotope tout à fait différent : les eaux saumâtres du port d'Abidjan (Côte d'Ivoire).

ABSTRACT. – The colonial centric marine diatom, *Coenobiodiscus muriformis* Loeblich III, has been recolted for the first time in another biotope than that of San Diego Bay (California). It has been found in the brackish waters of the Abidjan harbour (Ivory Coast).

En décembre 1975, dans des prélèvements réalisés au filet dans le port d'Abidjan (Côte d'Ivoire), a été observée une diatomée centrique coloniale qui s'est avérée être *Coenobiodiscus muriformis* Loeblich III (LOEBLICH *et al*, 1968). Cette diatomée a été signalée pour la première fois en juillet 1966 dans des récoltes réalisées dans la baie de San Diégo (Californie) où elle présentait de très fortes concentrations. Depuis cette date, elle est présente régulièrement dans le phytoplancton de cette baie où elle est souvent l'espèce dominante, mais, à notre connaissance, elle n'a jamais été signalée ailleurs.

Les colonies récoltées dans la baie de San Diégo étaient formées de 200 à 500 cellules, et parfois plus, réparties sur une seule épaisseur et reliées entre elles au niveau des ceintures par une matrice compartimentée.

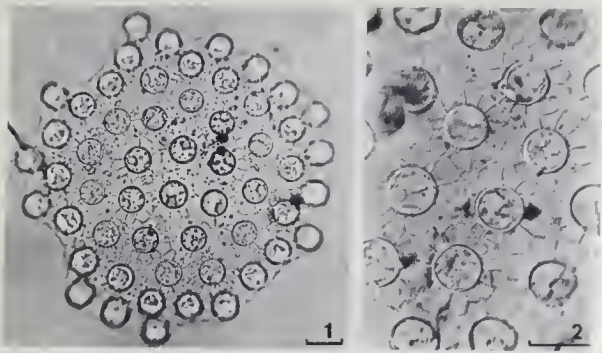
Nos échantillons ont été récoltés en milieu saumâtre, dans les eaux du port d'Abidjan dont la salinité variait de 16 à 20‰ et la température de 28° à 28°5 C en surface. Contrairement à ce qu'indiquent LOEBLICH *et al.* pour les populations de la baie de San Diégo, *C. muriformis* n'est jamais très abondant

* Cet article est dédié à Monsieur le Professeur M. CHADEFAUD à l'occasion de son Jubilé scientifique.

** Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.

Rev. Algol., N. S., 1977, XII, 1-2 : 9-10.

Source : MNHN, Paris



Coenobiodiscus muriformis Loeblich III (échelle : 20 μm). — Fig. 1 : vue d'ensemble de la colonie. Fig. 2 : détail de la colonie montrant la matrice reliant les cellules entre elles.

dans les récoltes d'Abidjan. D'autre part, les colonies ne sont formées que d'un nombre réduit de cellules, 50 à 80, ce qui explique leurs dimensions réduites, 200 à 300 μm de diamètre (fig. 1). Les cellules sont également reliées entre elles par une matrice compartimentée (fig. 2) et la morphologie du frustule correspond exactement à celle décrite par LOEBLICH *et al.* : valve plate légèrement déprimée en son centre de 8 à 14 μm de diamètre, bords de la valve arrondis, aréoles en disposition radiale à partir du centre (20 à 28 en 10 μm), 1 pore muqueux central bordé de 5 à 6 aréoles, 19 à 30 processus élargis ou «strutted processes» appelés *spinulae* par LOEBLICH *et al.*, et vraisemblablement 1 processus labial ou «labiate process» appelé *apiculus* par LOEBLICH *et al.*

Si nos observations concordent avec celles des auteurs précités, nos conclusions ne vont pas dans le même sens dans la mesure où, mis à part le mode particulier de formation des colonies, l'espèce considérée semble posséder les caractères génériques d'une *Thalassiosira* : en conséquence, il ne nous paraissait pas nécessaire de créer un genre nouveau mais simplement une nouvelle espèce du genre *Thalassiosira*. Des observations ultérieures réalisées en microscopie électronique à balayage permettront de préciser la position systématique de *Coenobiodiscus muriformis*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

LOEBLICH, A. R. III, WIGHT, W. W. et DARLEY, M. W., 1968 — A unique marine centric diatom, *Coenobiodiscus muriformis* gen. et sp. nov. *J. Phycol.* 4 : 23-29.

Source : MNHN, Paris

NOUVELLES OBSERVATIONS SUR L'ULTRASTRUCTURE DES SYNAPSES DES RHODOPHYCÉES *

J. FELDMANN, Geneviève FELDMANN et G. GUGLIELMI **

RÉSUMÉ. — Une synapse est constituée d'un pore de la paroi cellulaire obturé par un bouchon pourvu d'une rainure circulaire plus ou moins profonde grâce à laquelle il est enchassé dans l'ouverture de la paroi.

Au niveau de la synapse, le plasmalemme des deux cellules contiguës est continu le long des parois du pore (plasmalemme synapto-pariétal). Le bouchon, bordé par une simple membrane limitante, contient des particules osmiophiles réparties régulièrement ou accumulées contre les bases du bouchon où ils constituent les disques réfringents observés en microscopie photonique et qualifiés de disques sidérophiles.

Séparant le bouchon du cytoplasme des deux cellules mitoyennes, une différenciation particulière (*plug-cap*) comprend une membrane unitaire (plasmalemme synapto-cytoplasmique) située entre deux zones Z_1 et Z_2 et qui s'unit au plasmalemme cytoplasmique à la périphérie du bouchon.

On peut distinguer deux types de synapses. Dans le type *Nemalion* qui paraît caractéristique des Némalionales, les deux couches Z_1 et Z_2 sont présentes et le bouchon a une structure granuleuse homogène. Dans le type *Asparagopsis*, observé dans les autres ordres de Floridées, la couche Z_2 fait défaut et le bouchon présente deux zones périphériques osmiophiles correspondant aux disques sidérophiles observés en microscopie photonique.

La forme du bouchon et l'épaisseur relative de ces disques est variable selon les espèces et le degré de différenciation des cellules. Dans le gonimoblaste de l'*Asparagopsis*, il y a formation d'un syncytium par hydrolyse des parois cellulaires qui débute au voisinage des synapses qui sont libérées dans le cytoplasme et ultérieurement partiellement détruites.

Le rôle conducteur supposé des synapses reste à démontrer expérimentalement.

SUMMARY. — A synapse (pit-connection or septal-plug) is made of a pore in the cell-wall with a plug provided with a circular groove fitted into the aperture of the cell-wall.

The plasmalemma is continuous from cell to cell between the pore and the plug (synapto-parietal plasmalemma). The plug is bordered by a simple limiting membrane that contains osmiophilic particules regularly distributed or accumulated along the bases of the plug into refringent discs, already observed, in photonic microscopy and known as siderophilic discs.

A peculiar «plug-cap» separates the plug from the cytoplasm of the two cells. This plug-cap is made of an unit-membrane (synapto-cytoplasmic plasmalemma) lying between two zones Z_1 and Z_2 and united with the cytoplasmic plasmalemma at the periphery of the plug.

One can distinguish two types of pit-connection. In the *Nemalion*-type, that seems caracteristic of Nemalionales, both Z_1 and Z_2 layers are present and the plug is homogeneously granulous. In the *Asparagopsis*-type, observed in others orders of Florideae, the Z_2 layer is lacking and the plug shows two peripheric osmiophilic discs (siderophil discs).

* Cet article est dédié à Monsieur le Professeur M. CHADEFAUD, à l'occasion de son Jubilé scientifique.

** Laboratoire de Biologie végétale marine, Institut de Biologie végétale de l'Université Pierre et Marie Curie, 7 Quai St Bernard, 75230 Paris Cédex 05.

Rev. Algol., N. S., 1977, XII, 1-2 : 11-30.

Source : MNHN, Paris

The shape of the plug and the relative thickness of the discs is variable according to the species and the degree of differenciation of the cells.

In the gonimoblast of *Asparagopsis*, the formation of a syncytium results of hydrolyse of the cells walls, this hydrolyse begins in the neighbourhood of pit-connections which are liberated among the cytoplasma and later partly destroyed.

The supposed conductory function of pit-connections remains to be experimentally demonstrated.

INTRODUCTION

Une des caractéristiques les plus remarquables des cellules des Rhodophycées est l'existence, chez toutes les Floridées et chez quelques Bangiophycées, d'un élément particulier, situé au sein des parois cellulaires transversales séparant deux cellules mitoyennes, auquel les auteurs de langue française donnent, à la suite de MANGENOT (1924, 1926), le nom de synapse et les auteurs anglo-saxons celui de pit-connection.

Malgré de nombreuses recherches, la structure et le rôle physiologique possible de ces synapses demeurent encore très mal connus.

En microscopie photonique, les multiples recherches qui se sont échelonnées pendant un siècle, ont abouti à des conclusions discordantes dont M. L. PRIOU (1962) a donné un résumé assez complet. Pour certains auteurs, il s'agit d'un pore persistant de la paroi dont l'ouverture est occupée par deux disques bombés en verre de montre, très réfringents et intensément colorables par l'hématoxyline ferrique (disques sidérophiles), en contact direct avec le cytoplasme des deux cellules adjacentes. Ces disques sidérophiles ont été considérés par certains (MANGENOT *loc. cit.*, CELAN, 1940) comme une différenciation locale particulière de la membrane cytoplasmique alors que pour d'autres (G. FELDMANN, 1940) il s'agirait d'une «formation particulière que l'on ne peut rattacher à aucun autre constituant de la cellule».

D'autres auteurs ont soutenu qu'au niveau de la synapse, la paroi cellulaire simplement amincie et réduite à sa lamelle moyenne persiste généralement. Il s'agirait donc d'une ponctuation de la paroi au niveau de laquelle existeraient de véritables plasmodesmes. Cette ponctuation serait entourée souvent d'un anneau réfringent résultant d'un épaississement localisé de la paroi cellulaire.

Les recherches en microscopie électronique effectuées depuis une vingtaine d'années sur les synapses des Algues rouges ont montré qu'elles sont constituées par un pore (*pit*) permettant d'abord une communication directe entre deux cellules mais s'obturant très rapidement par un bouchon (*stopper, plug*) de formes variées dont les parties contiguës au cytoplasme des deux cellules adjacentes sont fortement opaques aux electrons et correspondent aux disques sidérophiles réfringents observés en microscopie photonique; la partie moyenne de ces bouchons, plus ou moins importante, est plus transparente aux électrons et apparaît souvent comme finement granuleuse ou fibrillaire.

Ce bouchon, borné par une membrane limitante, est enchassé dans la paroi

Source MNHN, Paris

cellulaire et maintenu en place grâce à une rainure circulaire (*groove*) qui se moule exactement sur un bourrelet (*rim*) de l'ouverture du pore. Le bouchon synaptique est entouré de membranes plus ou moins complexes dont la membrane cytoplasmique (plasmalemme) continue de cellule à cellule, et d'autres membranes limitées aux faces du bouchon en contact avec le cytoplasme des deux cellules adjacentes. L'ensemble de ces membranes constituant un *plug-cap* plus ou moins complexe.

Dans une mise au point sur la structure des synapses, LEE (1971) a proposé un schéma généralement admis actuellement. D'après cet auteur, on devrait trouver dans la zone centrale du bouchon, vers le cytoplasme, la membrane limitante du bouchon accolée à la première membrane du plug-cap, puis une deuxième membrane et, accolée à cette dernière, les membranes du reticulum endoplasmique.

Dans ce travail, nous avons tenté de mettre en évidence les différentes structures membranaires synaptiques et de préciser l'évolution des synapses, en particulier au cours des fusions cellulaires qui accompagnent souvent le développement du gonimoblaste des Floridées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Outre les espèces que nous avons précédemment étudiées (J. et G. FELDMANN, 1970), nos recherches ont porté sur des représentants de divers ordres, récoltés pour la plupart à Banyuls-sur-Mer (Pyrénées orientales) :

- Némalionales :

Helminthocladiacées : *Nemalion helminthoides* (Vell. et With.) Batters déjà étudié par Duckett et coll., 1973.

Chaetangiacées : *Scinaia furcellata* Bivona, *Scinaia complanata* (Collins) Cotton, *Chaetangium fastigiatum* (Bory) J. Agardh (échantillon de Kerguelen, aimablement communiqué par R. DELEPINE).

- Cryptonémiales

Dumontiacées : *Acrosymphyton purpuriferum* (J. Agardh) Sjöstedt

Rhizophyllidacées : *Rhizophyllis squamariae* (Meneghini) Kützing.

- Rhodyméniales

Champiacées : *Champia parvula* (C. Agardh) Harvey, *Gastroclonium clavatum* (Roth) Ardissone.

- Bonnemaisoniales

Bonnemaisoniacées : *Asparagopsis armata* Harvey et son tétrasporophyte, *Falkenbergia rufolanosa* (Harvey) Schmitz.

- Céramiales

Céramiacées : *Antithamnion cruciatum* (C. Agardh) Nägeli

Delesseriacées : *Myriogramme minuta* Kylin.

Source : MNHN, Paris

Le matériel a été fixé généralement aussitôt après la récolte par le glutaraldéhyde à 4% dans l'eau de mer; il a subi ensuite une postfixation par le tetroxyde d'osmium à 2% dans l'eau de mer. Après lavage et déshydratation progressive par l'alcool éthylique et passage dans l'oxyde de propylène, le matériel a été inclus soit dans l'épon soit dans le spurr.

Les coupes ont été contrastées par le citrate de plomb selon Reynolds. Des «colorations» sélectives telles que la technique de Thiéry (1967) (acide périodique 25 minutes, TCH, protéinate d'argent), pour la mise en évidence des polysaccharides et celle de Rambourg (1967) à l'acide phosphotungstique, ont été utilisées.

RÉSULTATS

Les synapses des Némalionales

Chez toutes les Némalionales étudiées (Pl. I), l'ultrastructure des synapses s'est révélée constante. Le bouchon synaptique, plus ou moins cylindrique et limité par une membrane limitante, obture le pore de la paroi. Ce bouchon possède deux bases légèrement convexes (ou faces cytoplasmiques) et une partie médiane plus ou moins étranglée en son milieu par une rainure qui se moule sur les bords du pore de la paroi. L'ensemble a alors, assez souvent, la forme d'un «diabolo», d'une poupée de treuil ou d'une bitte d'amarrage.

La substance du bouchon est finement granuleuse montrant des particules de 6 à 7 nm uniformément réparties, quelle que soit la partie de l'algue et la nature des cellules examinées. Les faces du bouchon tournées vers le cytoplasme en sont séparées par un revêtement complexe (*plug-cap*) dans lequel on peut distinguer trois zones successives : 1) une zone Z_1 homogène, d'une transparence moyenne aux électrons, de 10 nm d'épaisseur; 2) une zone moyenne de 80 nm qui se révèle tripartite à fort grossissement et 3) une zone de 20 nm d'épaisseur (Z_2), elle aussi homogène et qui semble avoir une composition chimique identique à la première.

La zone moyenne tripartite qui possède donc une structure de membrane unitaire, est restée longtemps d'interprétation difficile. Sur des clichés à fort grossissement, on peut observer, dans certains cas, la continuité existant entre cette membrane et le plasmalemme (Pl. I, fig. A et B).

Nous avons donc pu mettre en évidence, au niveau du pore de la synapse, l'existence d'une membrane unitaire continue autour du bouchon synaptique, ce qui pourrait, a priori, faire croire à un dédoublement du plasmalemme.

L'une des ces membranes déjà observée par plusieurs auteurs, est appliquée contre la paroi du pore et est par conséquent en continuité avec le plasmalemme des deux cellules mitoyennes; nous les désignerons sous le nom de plasmalemme synapto-pariétal (ps). L'autre membrane, s'étendant entre le cytoplasme et la face cytoplasmique du bouchon synaptique mais séparée d'eux par les couches Z_1 et Z_2 constitue le plasmalemme synapto-cytoplasmique (ms). Il est probable

Source MNHN Paris

que cette membrane se soude directement à la membrane cytoplasmique vers la périphérie du bouchon.

Tandis que la zone Z_1 est toujours présente, la zone Z_2 est parfois incomplète, interrompue dans certains cas ou même absente. C'est ce qui a lieu chez le *Nemalion* pour les synapses situées entre les cellules végétatives terminales des ramules et le poil hyalin qui les surmonte (Pl. I, fig. C). A proximité de la synapse, le cytoplasme du poil renferme des membranes contournées; il reste adhérent à la synapse après la mort du poil.

Les synapses des Chaetangiacées étudiées (*Scinaia complanata, S. furcellata* et *Chaetangium fastigiatum*) possèdent la même ultrastructure que celles des *Nemalion*.

Les synapses situées entre les grosses cellules vésiculeuses externes des *Scinaia* (Pl. II, fig. A) et les petites cellules assimilatrices sous-jacentes ne possèdent pas de couches Z_2 du côté de la face cytoplasmique de la cellule vésiculeuse extérne. Elles ressemblent donc aux synapses situées à la base des poils hyalins du *Nemalion*.

La réaction de Thiéry, positive au niveau du bouchon synaptique, est négative pour les zones Z_1 et Z_2. Toutefois ces zones semblent fortement contrastées après action conjuguée de l'acide phosphotungstique et de l'acide chromique (SUNDBERG et LEMBI, 1976); ce qui,d'après les auteurs, semblerait indiquer la présence de glycoprotéines. Enfin, elle paraissent en partie attaquées par l'acide périodique. Nous avons tenté, par l'action d'enzymes spécifiques (différentes lipases et protéases), de découvrir la nature du bouchon et des couches successives Z_1 et Z_2. Ces réactions se sont révélées négatives.

Les synapses d'*Asparagopsis armata*

Chez les Algues à cellules très différenciées telles que celles de l'*Asparagopsis armata*, l'étude des synapses, unissant les différents types de cellules (cellules axiales, cellules corticales externes et internes), met en évidence, quel que soit le degré d'évolution de la synapse, une membrane synapto-cytoplasmique en continuité avec le plasmalemme cellulaire, comme nous l'avons vu précédemment. Toutefois, dans les synapses situées entre les cellules corticales, la couche Z_1 de 10 nm apparaît totalement transparente aux électrons alors que la zone Z_2 fait défaut. Parfois, la membrane synapto-cytoplasmique est en relation directe avec le reticulum endoplasmique (Pl. III). Le bouchon synaptique est ici encore complètement isolé des cytoplasmes par un système de membranes. Il renferme de nombreuses particules de 6 à 10 nm qui, très tôt, s'accumulent vers les faces cytoplasmiques du bouchon, de telle sorte que la partie centrale, relativement transparente aux électrons est comprise entre deux zones en forme de disques plus denses et osmiophiles correspondant aux disques sidérophiles (Pl. III). Dans les tissus les plus internes, la partie centrale des bouchons synaptiques apparaît beaucoup moins dense, les particules étant moins nombreuses et irrégulièrement réparties. Les faces cytoplasmiques deviennent en outre nettement convexes (Pl. V, fig. A).

Source MNHN, Paris

Dans les jeunes cystocarpes, au cours du développement du gonimoblaste, un certain nombre de cellules internes fusionnent avec lyse des parois cellulaires. L'étude de la formation de ce syncytium montre que dans les premiers stades, le reticulum endoplasmique des cellules accumule, dans certaines portions, un matériel légèrement opaque aux électrons. Ce matériel est libéré dans le cytoplasme sous forme de petites vésicules de 240 à 370 nm, sans doute identiques aux «microbodies» des auteurs anglo-saxons (Pl. VI, fig. B et C). Nous n'avons pu mettre clairement en évidence le mode d'attaque des parois cellulaires qui débute généralement dans la région proche du bouchon synaptique, ce qui a pour effet de libérer ce bouchon dans le cytoplasme (Pl. VI, fig. A). Il est parfois lysé en partie avant d'être décroché de la paroi; sa partie interne renferme alors un grand nombre de petites vésicules moyennement transparentes aux électrons, peut-être comparables à celles que l'on rencontre dans le cytoplasme et dont certaines semblent vidées de leur contenu. Les particules renfermées dans le bouchon ainsi que les systèmes membranaires sont digérés progressivement. Cette attaque, de toute évidence enzymatique, provoque la rupture du bouchon synaptique. Il ne subsiste alors dans le cytoplasme que les deux disques sidérophiles très fortement altérés.

Dans les cellules axiales, remarquablement différenciées (J. et G. FELDMANN, 1946), les synapses présentent une structure tout à fait particulière. Ces cellules axiales sont très longues; elles peuvent atteindre, à l'état adulte, jusqu'à 2 mm de long alors que leur diamètre ne dépasse pas 45 à 50 μm dans leur partie moyenne. A leurs extrémités elles sont renflées en ampoule, atteignant 130 μm de diamètre et la synapse occupe la presque totalité de la cloison transversale située à ce niveau.

A quelques millimètres du sommet des axes, alors que ces cellules sont encore très petites, leur bouchon synaptique atteint déjà 30 μm de diamètre et seulement 2-3 μm d'épaisseur (Pl. IV, fig. A). Ce bouchon a donc la forme d'un disque très mince par rapport à son diamètre. Sa structure est très particulière : sa partie médiane, transparente aux électrons est extrêmement réduite, presque virtuelle et nettement distincte des deux disques sidérophiles opaques aux électrons. Les cellules axiales mitoyennes présentent une polarisation très nette de leur contenu; à l'une de leurs extrémités, le cytoplasme renferme de nombreuses petites vacuoles ainsi que des granulations osmiophiles. Ce matériel s'accumule en grande quantité sur la face cytoplasmique du bouchon, masquant complètement la limite entre la membrane limitante et la membrane synapto-cytoplasmique. Du côté opposé, le cytoplasme présente de larges vacuoles contenant un matériel peu dense; cette face cytoplasmique ne montre pas de dépôt osmiophile et le plasmalemme synapto-cytoplasmique est clairement visible.

*

Les synapses des autres espèces étudiées (Cryptonémiales, Rhodyméniales, Céramiales) sont du même type que celles des cellules corticales et sous-corticales de l'*Asparagopsis* avec présence du plasmalemme synapto-cytoplasmique relié au plasmalemme cellulaire et absence de la couche Z_2. La couche Z_1 est toujours transparente aux électrons.

Source : MNHN, Paris

Alors que les jeunes bouchons synaptiques sont homogènes, chez les plus âgés la répartition des granules varie selon les espèces. Ainsi, chez *Antithamnion cruciatum, Falkenbergia rufolanosa* et *Champia parvula*, la partie centrale, pauvre en particules, est bien développée, les deux faces extérieures, constituant les disques sidérophiles bien individualisés, sont fortement osmiophiles. Chez le *Myriogramme minuta*, les bouchons synaptiques âgés présentent, dans la partie centrale, des plages peu étendues dans lesquelles les particules font défaut; les disques sidérophiles sont peu individualisés, leur osmiophilie est localisée sur une faible épaisseur et s'étend généralement à tout le pourtour du bouchon synaptique (Pl. VI, fig. D et E). Cette structure est à rapprocher de celles des cellules axiales du *Rhizophyllis squamariae* où la zone centrale contenant des particules osmiophiles est extrêment réduite (Pl. II, fig. B).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Nos observations confirment donc l'existence, déjà bien établie, de la continuité du plasmalemme à travers le pore de la paroi entre deux cellules mitoyennes.

Elles mettent clairement en évidence la nature de membrane unitaire de l'enveloppe du bouchon et notamment celle de la membrane recouvrant les faces du bouchon synaptique et l'isolant des cytoplasmes des deux cellules. Cette membrane synapto-cytoplasmique, déjà aperçue par BISALPUTRA et coll. (1967), RAMUS (1969, 1971), en particulier, a été considérée comme un plasmalemme. Elle est associée à des zones différenciées (Z_1 et Z_2) qui, avec le plasmalemme, constituent le *plug-cap* de LEE (1971).

Nous avons montré la relation de cette membrane unitaire avec le plasmalemme cellulaire à la périphérie des faces du bouchon. Toutefois, les rapports de cette membrane avec le reticulum endoplasmique, bien développé dans le cytoplasme voisin de la synapse, semblent montrer qu'elle a une nature particulière et peut-être une spécificité propre. A notre connaissance, en effet, le plasmalemme cellulaire ne présente jamais, chez les Algues, de liaison avec le reticulum endoplasmique.

Les observations de PUESCHEL (1975) semblent confirmer notre point de vue puisqu'il signale que cette *plug-cap membrane*, étudiée par cryodécapage dans la synapse de *Rhodymenia palmata*, peut être plissée ou lisse mais est constamment dépourvue de particules, alors que le plasmalemme synapto-pariétal est particulièrement riche en particules. PUESCHEL suppose que l'absence de particules, dans le plasmalemme synapto-cytoplasmique, peut dénoter une absence d'activité membranaire, peut-être en rapport avec les fonctions possibles de l'ensemble de l'appareil synaptique.

Le bouchon synaptique est donc, après sa formation, complètement isolé des cytoplasmes cellulaires par des membranes unitaires spécifiques. Toutefois, comme l'a signalé BOUCK (1962, p. 555), le bouchon synaptique n'est pas une structure statique. Il peut s'accroître considérablement au cours de son évolu-

Source MNHN, Paris

tion, notamment lorsqu'il est situé entre des cellules subissant, au cours de leur différenciation, un accroissement de taille considérable en rapport avec leur fonction.

Nous n'avons rien à ajouter aux observations de RAMUS (1971) sur la nature chimique encore mal connue du bouchon synaptique. D'après lui, ce bouchon renfermerait un complexe de polysaccharides sulfatés associés à une protéine. Nous avons seulement constaté que, chez le *Nemalion helminthoides*, il présente une réaction de Thiéry positive confirmant l'existence de polysaccharides, alors que d'après LICHTLÉ (1974) cette réaction serait négative pour les synapses du *Polysiphonia elongata*. La résistance de ce bouchon à l'action des enzymes est remarquable. S'il se dissout facilement dans l'hypochlorite de sodium et dans la solution de soude à chaud, il n'est pas altéré par des solutions d'acide sulfurique 12 N à 100°C pendant 12 heures. Il est donc bien plus résistant que la paroi cellulaire. D'ailleurs, lors de la formation d'un syncytium, au cours du développement du gonimoblaste, on constate que le bouchon synaptique est libéré dans le cytoplasme par hydrolyse de la paroi cellulaire dans laquelle il était enchassé et c'est seulement ensuite qu'il est altéré et disparaît au moins partiellement.

Tous les bouchons synaptiques sont symétriques par rapport au plan de la paroi cellulaire transversale, en ce qui concerne leur forme et la répartition des particules osmiophiles à l'intérieur de la membrane limitante.

Parmi les synapses étudiées, on peut distinguer deux types principaux (Fig. 1) :

- Le type *Nemalion* avec généralement deux couches Z_1 et Z_2 dans le plug-cap et un bouchon homogène (Fig. 1a).
- Le type *Asparagopsis* avec une couche Z_1 tranparente aux électrons, l'absence de la couche Z_2 et un bouchon comportant deux zones périphériques osmiophiles, les disques sidérophiles, plus ou moins épais et individualisés (Fig. 1b).

Il semble que le type *Nemalion* se rencontre en particulier chez les Acrochaetiales et les Némalionales : *Acrochaetium, Audouinella, Sirodotia, Batrachospermum, Thorea, Tuomeya* (LEE, 1971), *Pseudogloiophloea* (RAMUS, 1969, 1971; LEE, 1971), *Liagora* (COUTÉ, 1971), *Nemalion* (DUCKETT et coll. 1974) ainsi que chez *Scinaia* et *Chaetangium*.

Il semble bien, d'après les électronographies publiées par BOURNE et col. (1970), que les synapses des Bangiales soient du type *Asparagopsis*.

Le type *Asparagopsis* paraît être le type le plus fréquent dans les autres ordres de Rhodophycées. Si l'absence de particules dans la zone centrale du bouchon synaptique est généralement lié à l'âge du bouchon, il semble que, chez certaines espèces, la migration des particules vers les extrémités du bouchon n'intervienne que très tardivement ou soit totalement inexistante, c'est le cas des synapses de l'*Acrosymphyton purpuriferum*, du *Chondria coerulescens* (J. et G. FELDMANN, 1970), du *Rytiphloea tinctoria* (PEYRIERE, 1972), du *Laurencia spectabilis* (BISALPUTRA et coll., 1967) et du *Rhizophyllis squamariae*. Ce

Source : MNHN, Paris

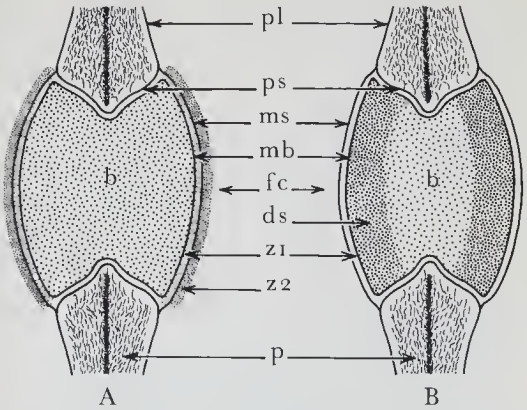


Fig. 1. — Schémas des deux types de synapse. A : type *Nemalion*; B : type *Asparogopsis*. B : bouchon synaptique; ds : disques sidérophiles (dans le type *Asparagopsis* seulement); fc : face cytoplasmique du bouchon synaptique; mb : membrane limitante du bouchon synaptique; ms : plasmalemme synapto-cytoplasmique; P : paroi; pl : plasmalemme cellulaire; ps : plasmalemme synapto-pariétal; Z_1 : zone de transparence moyenne dans le type *Nemalion*, totalement transparente dans le type *Asparagopsis*; Z_2 : zone de transparence moyenne (type *Nemalion* uniquement).

type de synapse pourrait être considéré comme une variante du type *Asparagopsis*.

En conclusion, les synapses des Algues rouges constituent un appareil particulier de structure complexe dont il n'existe pas d'exemple dans les autres groupes végétaux. On les a souvent comparées (CHADEFAUD, 1975) aux appareils synaptoïdes des Ascomycètes et des Basidiomycètes et considéré que la présence à la fois chez les Algues rouges et les Champignons supérieurs de ces appareils était un des indices d'une origine phylétique commune. Bien que rappelant plus ou moins les synapses des Rhodophycées, les appareils synaptoïdes des Champignons ne leur sont jamais identiques.

Quant au rôle physiologique des synapses, il demeure inconnu. Leur structure complexe ne semble pas, à priori, faciliter les communications intercellulaires. De nouvelles recherches expérimentales seraient donc à entreprendre pour montrer si, comme on l'a souvent supposé, elles interviennent dans la translocation

Source MNHN, Paris

des métabolites ou la transmission d'informations morphogénétiques commandant les corrélations intercellulaires et mettre en évidence les mécanismes permettant de telles communications.

LÉGENDE DES PLANCHES

Planche I

Nemalion helminthoides (Velley) Batters.

— Fig. A : Synapse entre deux cellules végétatives du cortex. Le bouchon synaptique (b) homogène, est limité par une unit-membrane (mb). La flèche simple met en évidence le dédoublement du plasmalemme cellulaire (pl) en un plasmalemme synapto-pariétal (ps) et un plasmalemme synapto-cytoplasmique (ms) qui longe les faces cytoplasmiques du bouchon. La continuité entre le plasmalemme cellulaire et le plasmalemme synapto-cytoplasmique est soulignée par la flèche double. Chez cette espèce, on note l'existence de deux zones légèrement opaques aux électrons : l'une Z_1 comprise entre la membrane limitante du bouchon et le plasmalemme synapto-cytoplasmique et l'autre, Z_2 accolée à cette dernière. x 87 500.

— Fig. B : Autre illustration de la continuité entre plasmalemme cellulaire et plasmalemme synapto-cytoplasmique. La zone Z_2 apparaît interrompue par endroits. x 87 500.

— Fig. C : Synapse entre la cellule qui constitue le poil (en haut) et une cellule végétative du cortex (en bas). On reconnaît les différentes membranes : membrane du bouchon (mb), plasmalemme synapto-pariétal (ps), plasmalemme cellulaire (pl), membrane synapto-cytoplasmique (ms). La zone Z_2 nettement visible sur la face cytoplasmique du côté de la cellule végétative (en bas) n'apparaît pas du côté de la cellule constituant le poil (en haut). On aperçoit dans le cytoplasme proche de la synapse, des structures membranaires contournées (flèche). x 87 500.

Planche II

Scinaia furcellata (Turner) Bivona.

— Fig. A : Synapse entre une cellule vésiculeuse du cortex externe (en haut) et une cellule végétative du cortex interne (en bas). La flèche met en évidence le dédoublement du plasmalemme synapto-cytoplasmique (ms). La zone Z_2, visible sur la face cytoplasmique du côté de la cellule du cortex interne (en bas), n'apparaît pas du côté de la cellule vésiculeuse externe (en haut). x 87 500.

Rhizophyllis squamariae (Meneghini) Kützing.

— Fig. B : Synapse entre cellules axiales. La coupe est légèrement oblique ce qui a pour effet d'augmenter la zone osmiophile d'une face cytoplasmique du bouchon (en haut). Pour la même raison, le plasmalemme synapto-pariétal (ms),visible sur une face cytoplasmique (en haut) n'apparaît pas sur l'autre face cytoplasmique (en bas). Les flèches mettent en évidence le dédoublement du plasmalemme cellulaire en un plasmalemme synapto-pariétal et un plasmalemme synapto-cytoplasmique (ms). Noter la différence des cytoplasmes de chaque côté de la synapse, ainsi que l'absence de la zone Z_2. La zone Z_1 apparaît transparente aux électrons. x 15 100.

— Fig. C : Portion d'une face cytoplasmique d'une synapse entre cellules axiales. On reconnaît : le plasmalemme cellulaire (pl) qui se dédouble en un plasmalemme synapto-cytoplasmique (ms) et un plasmalemme synapto-pariétal (ps), ainsi que la membrane du bouchon (mb). x 76 000.

— Fig. D : Synapse entre deux cellules corticales. Le bouchon synaptique est homogène, différent de celui de la fig. B. La membrane synapto-cytoplasmique (ms), visible d'un seul

Source : MNHN, Paris

côté sur cette coupe légèrement oblique, est en continuité avec le plasmalemme cellulaire (flèche) et des inclusions membranaires osmiophiles. Ces dernières n'apparaissent dans le cytoplasme que d'un côté de la synapse. x 31 500.

Planche III

Asparagopsis armata Harvey.

Synapse entre cellules corticales. Le bouchon synaptique, limité par une membrane (flèche double), présente deux zones à particules plus denses : les disques sidérophiles (ds). On retrouve les différentes membranes : plasmalemme cellulaire (pl), plasmalemme synapto-pariétal (ps), plasmalemme synapto-cytoplasmique (ms). Cette dernière est en liaison avec le reticulum endoplasmique (flèche simple). Les deux flèches simples épaisses mettent en évidence le dédoublement du plasmalemme cellulaire. Dans le cytoplasme, d'un seul côté de la synapse on peut noter des inclusions osmiophiles en rapport avec un système membranaire. x 110 000.

Planche IV

Asparagopsis armata Harvey.

— Fig. A : Synapse entre deux jeunes cellules axiales. La zone centrale du bouchon est extrêmement mince, tandis que les disques sidérophiles sont proportionnellement très développés. A ce grossissement, le système membranaire synaptique n'est pas visible. On peut noter du côté gauche de la synapse, un dépôt important de matière osmiophile qui se confond avec le bouchon synaptique dont la limite est marquée par une succession de minuscules éléments transparents aux électrons (flèches). Ce dépôt osmiophile fait défaut sur l'autre face du bouton synaptique. x 8 500.

Falkenbergia rufolanosa (Harvey) Schmitz.

— Fig. B : Synapse entre deux jeunes cellules axiales de l'apex. La répartition des particules dans le bouchon synaptique est homogène. x 59 500.

— Fig. C : Synapse entre deux cellules axiales âgées. Le bouchon synaptique présente une zone centrale pauvre en particules (à l'intérieur de laquelle on aperçoit des structures membranaires) et deux zones plus denses, les disques sidérophiles. La coupe est exactement perpendiculaire au plasmalemme synapto-pariétal (ps) et au plasmalemme cellulaire (pl). x 38 250.

Planche V

Asparagopsis armata Harvey.

— Fig. A : Synapse de cellules internes du cystocarpe avant la formation du syncytium. La synapse apparaît gonflée; la zone centrale est bien développée; les disques sidérophiles bien individualisés. On aperçoit la membrane synapto-cytoplasmique en continuité avec le plasmalemme cellulaire (flèches). x 32 500.

— Fig. B : Portion agrandie de l'illustration précédente. Le plasmalemme cellulaire est en continuité avec le plasmalemme synapto-cytoplasmique (flèche). x 56 500.

— Fig. C : Formation du syncytium par attaque des parois et des synapses dans le cystocarpe d'*Asparagopsis*. On aperçoit dans la zone centrale de la synapse, des vésicules légèrement opaques aux électrons, d'autres vidées de leur contenu. Elles sont assimilées à des microbodies. x 8 500.

Planche VI

Asparagopsis armata Harvey.

— Fig. A : Synapse en partie digérée, libérée dans le cytoplasme du syncytium. x 13 300.

— Fig. B et C : Microbodies libres ou encore en relation avec le reticulum endoplasmique dans le cytoplasme des cellules végétatives du cystocarpe à la base du gonimoblaste avant la formation du syncytium. x 26 000.

Source : MNHN, Paris

Myriogramme minuta Kylin

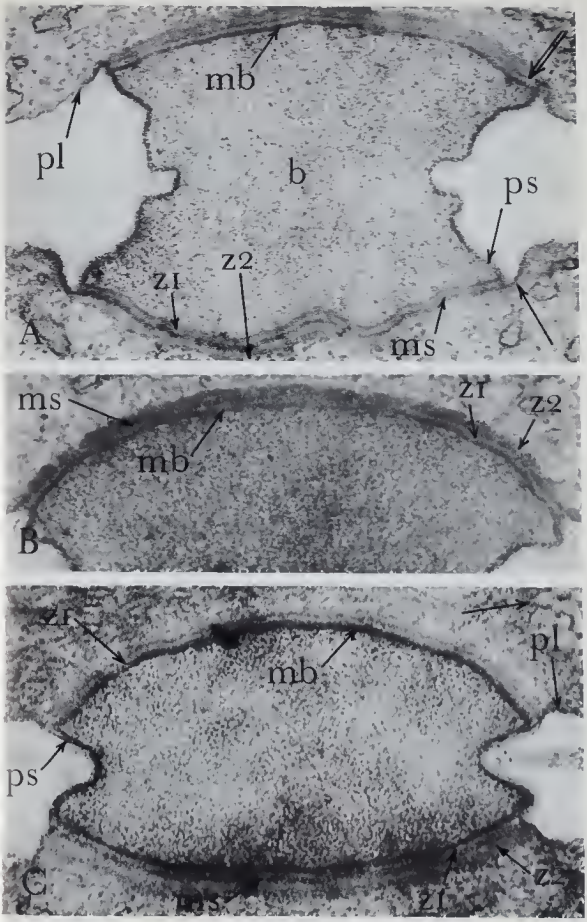
— Fig. D : Synapse entre cellules de l'assise interne. Zone centrale mal définie et disques sidérophiles du bouchon synaptique non individualisés. x 15 300.

— Fig. E : Portion agrandie de l'illustration précédente. On aperçoit le plasmalemme cellulaire (pl) qui se dédouble en un plasmalemme synapto-cytoplasmique (ms) et un plasmalemme synapto-pariétal (ps). x 30 600.

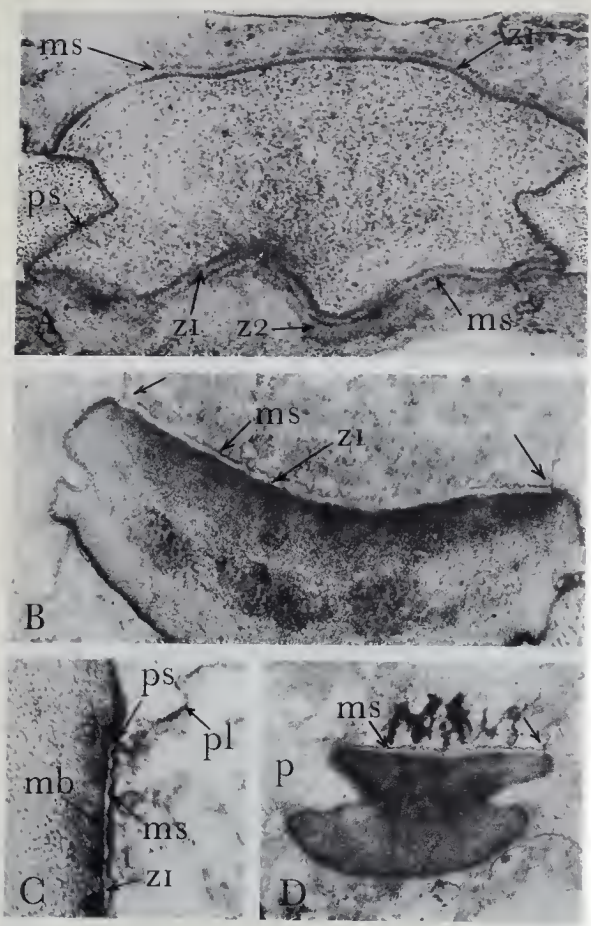
Nemalion helminthoides (Velley) Batters.

— Fig. F : La réaction de Thiéry met en évidence le bouchon synaptique. Les zones Z_1 et Z_2 ne présentent pas de précipité d'argent (flèches). x 17 500.

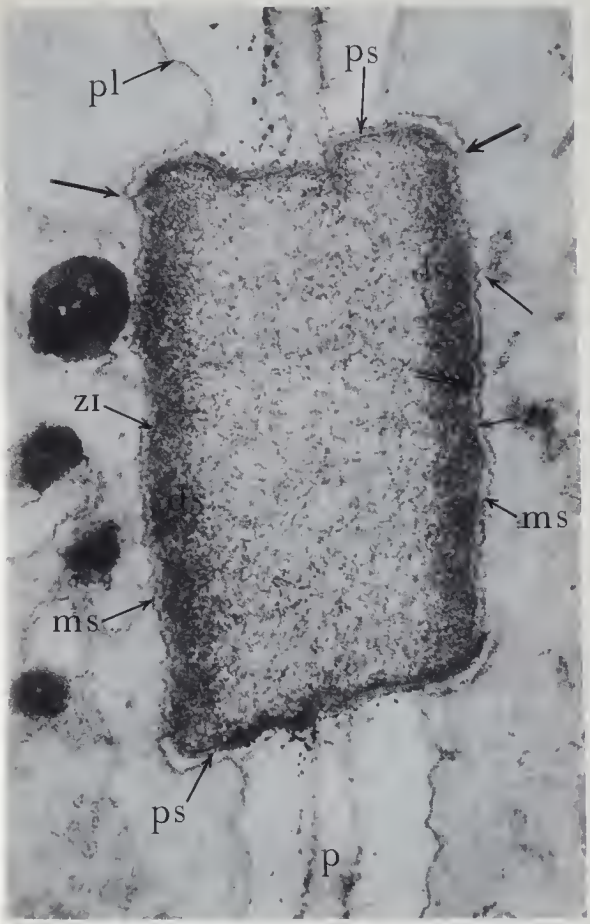
Source : MNHN, Paris



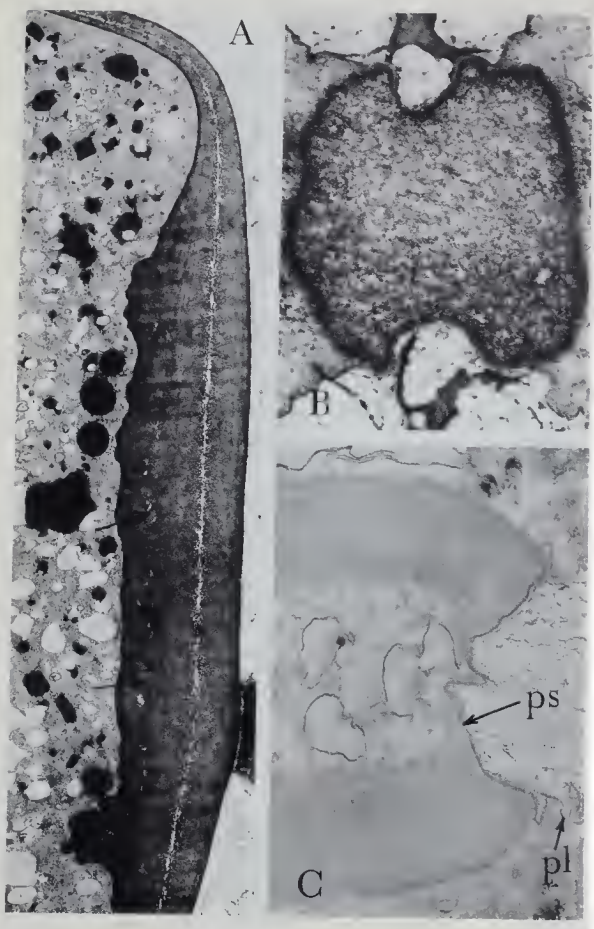
Source : MNHN, Paris



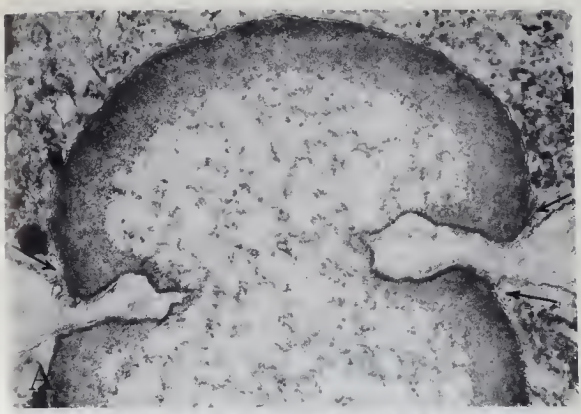
Source MNHN, Paris

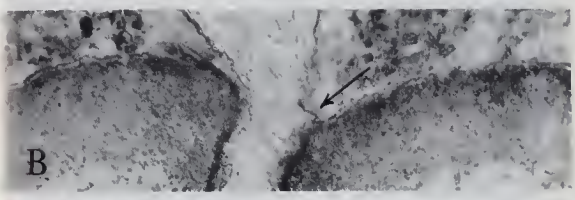


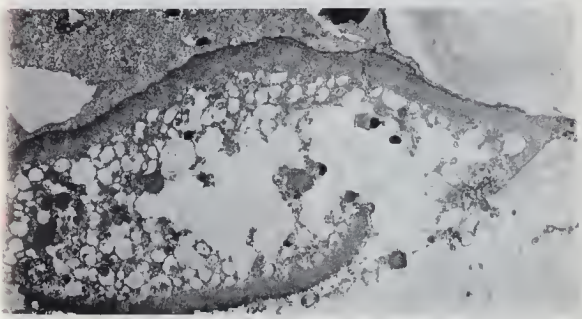
Source MNHN, Paris



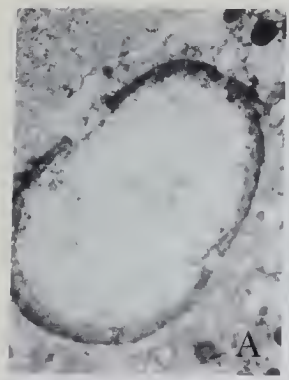
Source : MNHN, Paris

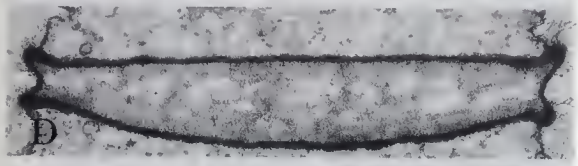


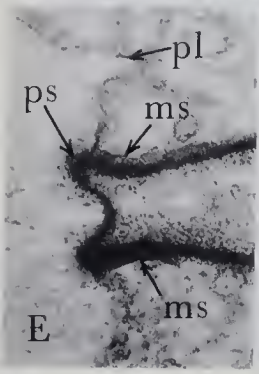


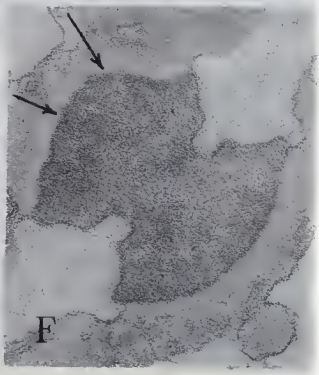


Source : MNHN, Paris









Source : MNHN, Paris

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BISALPUTRA, T. RUSANOWSKI, P. C. and WALKER, W. S., 1967 – Surface activity, cell wall and fine structure of pit connection in the red alga *Laurencia spectabilis*. *J. Ultrastr. research*, 20 : 277-289.

BISHOFF, H. W., 1965 – *Thorea riekei* sp. nov. and related species. *J. Phycol.* 1 : 11-117

BOUCK, G. B., 1962 – Chromatophore development, pits and other fine structure in the red alga *Lomentaria baileyana* (Harv.) Farlow. *J. Cell. Biol.* 12 : 553-569.

BOURNE, V. L., CONWAY, E. and COLE, K., 1970 – On the ultrastructure of pit connections in the conchocelis phase of the red alga *Porphyra perforata* J. Ag. *Phycologia* 9 (1) : 79-81.

CELAN, M., 1941 – Recherches cytologiques sur les Algues rouges. *Rev. Cytol. Cytophysiol. Végét.* 5 : 1-168.

CHADEFAUD, M., 1975 – L'origine para-floridéenne des Eumycètes et l'archétype ancestral de ces champignons. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 12ème ser. 16 (2) : 217-247.

COLE, K. and CONWAY, E., 1975 – Phenetic implications of structural features of the perennating phase in the life history of *Porphyra* and *Bangia* (Bangiophyceae, Rhodophyta). *Phycologia* 14 (4) : 239-245.

COUTÉ, A., 1971 – Étude du *Liagora tetrasporifera* Börg. et du *Liagora distenta* (Mert.) C. Ag. (Rhodophycées, Némalionales). Thèse de 3ème cycle, Université de Paris VI, Paris, 1-59, 26 fig., 68 pl., manus.

DAWES, C. J., SCOTT, M. F. and BOWLER, E., 1961 – A light- and electron-microscopic survey of algal cell walls. 1. Phaeophyta and Rhodophyta. *Am. J. Bot.* 48 (10) : 925-934.

DUCKETT, J. G., BUCHANAN, J. S., PEEL, M. C. and MARTIN, M. T., 1973 – An ultrastructural study of pit connections and percurrent proliferations in the red alga *Nemalion helminthoides* (Vell. *in* With.) Batt. *New Phytol.* 73 (3) : 497-507.

ELDMANN, G., 1940 – Recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée occidentale. Thèse, Alger.

ELDMANN, J. et FELDMANN, G., 1946 – Recherches sur l'appareil conducteur des Floridées. *Rev. de Cytol. et de Cytophysiol. végét.* VIII (1-4) : 159-209.

ELDMANN, J. et FELDMANN, G., 1970 – Sur l'ultrastructure des synapses des Algues rouges. *C. R. Acad. Sc. Paris*, série D 271 : 292-295.

ELDMANN J. et FELDMANN, G., 1975 – Sur quelques particularités cytologiques du *Myriogramme minuta* Kylin (Delesseriacée, Rhodophycée). *C. R. Acad. Sc. Paris*, série D 280 : 431-434.

ONRAD-HAWKINS, E., 1972 – Observations on the developmental morphology and fine structure of pit connections in the red algae. *Cytologia* 37 (4) : 759-768.

EE, R. E., 1971 – The pit connections of some lower red algae : ultrastructure and phylogenetic significance. *Br. Phycol. J.* 6 (1) : 29-38.

ICHTLÉ, C., 1974 – Étude ultrastructurale de la paroi du *Polysiphonia elongata* (Harv.) Rhodophycée, Floridée, à l'aide d'actions ménagées d'enzymes. *Jour. Microscop. Biol. cellul.* 23 (1) : 93-104, Pl. I à VI.

MANGENOT, G., 1924 – Sur les communications protoplasmiques dans l'appareil sporogène de quelques Floridées. *Rev. Algol.* I (4) : 376-421, Pl. VI–VIII.

MANGENOT, G., 1926 – Communications intercellulaires et synapses. *Bull. Histologie* III (5) : 1-18.

MYERS, A., PRESTON, R. D. and RIPLEY, G. W., 1959 – An electron microscope investigation into the structure of the Floridean pit. *Ann. Bot.* 23 : 257-260.

Source MNHN, Paris

PEYRIERE, M., 1972 — Étude cytologique de la Ceramiacée *Griffithsia flosculosa* et de quelques autres Floridées. Thèse d'État, Université de Paris XI, Orsay-Paris.

PRIOU, M-L., 1962 — Recherches sur la structure et la composition des membranes de quelques Rhodophycées. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 12e sér. III (2) : 321-406, Pl. I-XVI.

PUESCHEL, C. M., 1975 — Fine structure of pit plugs in *Rhodymenia palmata*. *J. Phycology* 11, suppl. : 9.

RAMBOURG, A., 1967 — Détection des glycoprotéines en microscopie électronique. Coloration de la surface cellulaire et de l'appareil de Golgi par un mélange acide chromique-phosphotungstique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 265 : 1426-1428.

RAMUS, J., 1969a — Pit connection formation in the red alga *Pseudogloiophloea*. *J. Phycology* 5 : 57-63.

RAMUS, J., 1969b — Dimorphic pit connections in the red alga *Pseudogloiophloea*. *J. Cell Biology* 41 (1) : 340-345.

RAMUS, J., 1971 — Properties of septal plugs from the red alga *Griffithsia pacifica*. *Phycologia* 10 (1) : 99-103.

SUNDBERG, I. et LEMBI, C. A., 1976 — Phosphotungstic acid-chromic acid : a selection stain for algal plasma membranes. *J. Phycology* 12 : 48-54.

THIERY, J. P., 1967 — Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Microsc.*, 6 : 987-1017.

Source : MNHN, Paris

INFRASTRUCTURE DES SYNAPSES DU *GRIFFITHSIA FLOSCULOSA* (ELLIS) BATTERS ET DE QUELQUES AUTRES RHODOPHYCÉES FLORIDÉES.*

Michèle PEYRIERE **

RÉSUMÉ. — L'ultrastructure des synapses a été étudiée chez *Griffithsia flosculosa* (Ceramiacée) et chez d'autres Floridées.

Le bouchon occupe le pore septal circulaire; il est bordé par un liseré dense; une membrane l'entoure et est en contact avec la plasmalemme continue de cellule à cellule.

Il existe quelques différences stucturales suivant les diverses phases du cycle de reproduction. La membrane signalée sur les faces cytoplasmiques fait parfois défaut.

La formation intracytoplasmique d'une synapse est décrite pour la première fois chez une Céramiale.

UMMARY. — The ultrastructure of pit connections in *Griffthsia flosculosa* (Ceramiaceae) nd others *Floridophycidae* has been investigated.

The plug is fitted in a circular septal aperture; it is bounded by a dense layer; a membrane surrounds the plug and makes contact with the plasmalemma that is continuous from ell to cell.

There are some structural differences found in the various phases of the life cycle. The nembrane sometimes lacks.

The intracytoplasmic formation of the plug is described for the first time in a Ceramiale.

INTRODUCTION

Au centre de la cloison intercellulaire de toutes les Rhodophycées Floridées et de quelques Protofloridées existe une formation remarquable, de forme et de taille variables, nommée plasmodesme, ponctuation, synapse ou encore «pit-connection» par les auteurs de langue anglaise.

Les travaux algologiques les plus anciens signalent la présence de ce curieux dispositif qui pourrait favoriser les échanges entre deux cellules contiguës. De-

* Cet article est dédié à Monsieur le Professeur M. CHADEFAUD à l'occasion de son Jubilé scientifique.

** Laboratoire de Botanique, Centre Universitaire, Avenue de Villeneuve, 66000 Perpignan.

Rev. Algol., N. S., 1977, XII, 1-2 : 31-43.

Source : MNHN, Paris

puis 1959, la microscopie électronique a apporté son concours à l'étude des synapses en précisant leur structure chez plusieurs Rhodophycées et leur formation intracytoplasmique chez une Némalionale, mais leur rôle reste encore incertain.

Dans cet article, après un bref historique, nous exposerons les résultats de nos recherches personnelles en microscopie électronique sur les synapses du *Griffithsia flosculosa* et de quelques autres Floridées.

I. HISTORIQUE

Microscopie photonique :

Les synapses ont fait l'objet de nombreuses études cytologiques en microscopie photonique. Les auteurs se sont penchés sur la structure, la nature chimique et le rôle de ces corps complexes, qui apparaissent, le plus souvent, après coloration à l'hématoxyline, formés d'un couple de disques sidérophiles séparés par un espace clair.

Ainsi, MANGENOT (1924, 1926) les décrit comme un système de membranes différenciées, système par lequel se touchent sans se confondre, deux cellules voisines, d'où le nom de synapse. La mise en évidence à leur niveau de phospholipides et de protéines (CELAN, 1940) paraît confirmer cette interprétation

FELDMANN-MAZOYER (1940) puis PRIOU (1962) les considère comme des formations particulières que l'on ne peut rattacher à aucun autre constituant de la cellule.

Plusieurs auteurs pensent que l'espace séparant les deux disques synaptiques est une partie amincie de la cloison intercellulaire, selon les uns traversée de filets cytoplasmiques (MUHELDORF, 1937; KYLIN, 1940) et selon les autres compacte. JUNGERS (1933) distingue deux types de synapses, les uns avec membrane squelettique intermédiaire (type *Polysiphonia*), les autres sans lamelle intermédiaire (type *Griffithsia*). Pour DANGEARD (1947) la lamelle intermédiaire existerait généralement et serait de nature pectique (coloration au rouge de ruthenium).

Plus récemment, RAMUS (1971) ayant isolé les synapses du *Griffithsia pacifica*, y confirme la présence de protéines et il met également en évidence des polysaccharides à groupement sulfate et carboxyl comme dans la paroi. Ces constituants résistent à tous traitements enzymatiques.

Microscopie électronique :

Depuis 1959, les synapses ont été observées à l'aide du Microscope électronique chez un certain nombre de Rhodophycées : *Laurentia* et *Rhodymenia* (MYERS, PRESTON et RIPLEY, 1959), *Lomentaria* (BOUCK, 1962), *Ceramium* (PEYRIERE, 1963), *Batrachospermum* (GIRAUD, 1963; BROWN et WEIER, 1970), *Polysiphonia* (VON MALZAHN et CAMERON, 1964; LICHTLÉ, 1969), *Laurencia* (BISALPUTRA et BISALPUTRA, 1967), *Bornetia* (PRIOU

Source : MNHN, Paris

1969), *Pseudogloiophloea* (RAMUS, 1969) chez différentes autres Floridées (*Bonnemaisonia, Gastroclonium, Chondria, Acrosymphyton, Callithamnion* et *Wrangelia*, FELDMANN et FELDMANN, 1970), *Bonnemaisonia* (LEE, 1971), *Nemalion* (DUCKETT, 1974).

En ce qui concerne les Protofloridées, des synapses ont été décrites dans le protothalle (phase *Conchocelis*) du *Bangia fuscopurpurea* (SOMMERFELD et LEEPER, 1970), du *Porphyra leucosticta* (LEE et FULTZ, 1970), de *Porphyra perforata* (BOURNE et Coll., 1970). Leur ultrastructure a été comparée à celle des pores des champignons supérieurs par les auteurs cités dans un travail récent de DEMOULIN (1974).

Toutes ces études, sauf la plus ancienne (MYERS, 1959) montrent qu'il n'existe pas de lamelle intermédiaire en continuité avec le septum. Chez la Némalionale *Pseudogloiophloea*, la synapse apparaît comme un bouchon qui obture un pore central (RAMUS, 1969). Ces formations sont soit homogènes, soit stratifiées; leur taille et leur forme sont variables.

Les méthodes cytochimiques adaptées à la Microscopie électronique employées par LICHTLÉ (1974) sur le *Polysiphonia elongata* ne permettent pas d'élucider la nature des constituants.

Bien souvent les auteurs ne précisent pas la situation des synapses décrits. De plus, le grossissement utilisé ou la qualité des micrographies ne permettent pas de voir nettement les limites. Aussi, peut-on se demander si ces résultats variables sont dus à la position systématique des espèces étudiées ou en rapport avec l'âge et l'état physiologique des cellules. C'est à ces questions que nous avons essayé de répondre dans ce travail.

II. MATÉRIEL ET TECHNIQUES.

Nous avons étudié les synapses dans des rameaux végétatifs et reproducteurs du *Griffithsia flosculosa* et dans les thalles végétatifs de quelques autres Floridées, *Champia parvula* (Rhodyméniale, Champiacée), *Rytiphlaea tinctoria* (Céramiale, Rhodomélacée), *Polysiphonia urçeolata* (Céramiale, Céramiacée), *Lemanea sp.* (Némalionale, Lemaneacée) et dans le tétrasporophyte de *Harveyella mirabilis* (Cryptonemiale, Choreocholacée). La formation d'une synapse a été observée chez le *Griffithsia*.

Le matériel a été fixé soit au glutaraldéhyde à 3 ou 4% dans le tampon phosphate de Sorensen à pH 6,8 ou 7,2 pendant 6 ou 12 heures à 4°C, et post-fixé, après rinçage, dans le tétroxyde d'osmium à 1%, soit au permanganate de potassium à 2% dans le tampon véronal sodique à pH 7,4. Il a été inclus dans l'épon, coupé à l'aide d'un microtome SERVALL Porter Blum. Les coupes ultrafines ont été contrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb.

Source MNHN, Paris

III. OBSERVATIONS.

1. Dans les rameaux végétatifs jeunes de *Griffithsia* les synapses sont de petite taille (Pl. I, fig. 1). Celle que nous décrivons (1,5 µm de diamètre et 1 µm d'épaisseur) est formée d'un matériel finement granuleux d'une densité aux électrons qui décroît légèrement de l'extérieur vers l'intérieur. Elle est bordée d'un mince liseré sombre accolé à la plasmalemme Mb 1 du côté de la paroi et séparé par un espace clair d'une membrane Mb 2 du côté cytoplasmique. Des stries longitudinales traversent la zone centrale. Au contact de la synapse, le secteur du septum qui apparaît plus sombre (b) doit correspondre au bourrelet annulaire réfringent imprégné de lipides décrit par CELAN (1941). De part et d'autre de la synapse, le cytoplasme voisin est dépourvu de ribosomes. Les synapses de petite taille ne sont pas toujours aussi homogènes que celle que nous venons de décrire. Ainsi, celles que l'on trouve dans de jeunes plantules à 4 cellules et qui ont 0,3 µm de diamètre sont stratifiées.

2. Dans les rameaux plus âgés du *Griffithsia*, les synapses sont de plus grandes dimensions et ont une stratification nette (Pl. I, fig. 2). Les strates sombres correspondent aux membranes sidérophiles décrites en Microscopie photonique. La zone interne claire n'est pas en continuité avec le septum. Des tractus denses issus de papilles de la membrane Mb 2 se prolongent ici dans le cytoplasme; nous ne les observons pas dans les synapses de très grande taille.

3. Dans les rameaux fertiles du *Griffithsia*, nous observons quelques différences en ce qui concerne la membrane Mb 2 :

Dans les rameaux mâles, la synapse stratifiée (0,2 µm de diamètre) qui unit la cellule mère au gamétocyste est, soit non encadrée d'une membrane Mb 2, soit avec une membrane Mb 2 du côté de la cellule mère. Il en est de même chez le *Polyneura* (PEYRIERE, 1974).

Dans les rameaux femelles, les synapses du rameau carpogonial ne sont pas limitées par une membrane Mb 2. D'autre part, cette membrane n'existe parfois qu'à la face inférieure de certaines cellules : c'est le cas de la synapse comprise entre la 4ème et la 3ème cellule axiale du rameau fertile (Pl. IV, fig. 10) ou encore de celle comprise entre la cellule support et la dernière cellule du rameau carpogonial après la fécondation.

Dans le carposporophyte, la membrane Mb 2 ne se forme pas, du moins jusqu'à un stade avancé de la maturation des spores.

4. Dans les rameaux végétatifs des autres algues examinées *Champia*, *Polysiphonia*, *Rytiphlaea* (Pl. IV, fig. 11) les synapses sont comparables à celles que nous avons décrites chez le *Griffithsia*, en particulier la membrane Mb 2 est toujours présente.

Dans les tétrasporophytes jeunes de *Harveyella* parasite du *Rhodomela confervoïdes*, nous avons rencontré des synapses non encadrées de membrane Mb 2 (Pl. IV, fig. 8). Dans les tétrasporophytes plus âgés, les synapses, homogènes, bordées d'un liseré dense, sont encadrées par une membrane Mb 2.

Les synapses du *Lemanea* (Pl. IV, fig. 8) se distinguent par une calotte opaque aux électrons sur les faces cytoplasmiques (Pl. IV, fig. 9).

Source MNHN, Paris

5. Formation des synapses chez le *Griffithsia*.

Elle est comparable à celle des synapses du *Pseudogloiophloea* (RAMUS 1969). Après la division nucléaire, un septum se forme entre les deux cellules par une invagination centripète. Il subsiste un pore central; à ce stade, le septum contient des vésicules (lomasomes) et de nombreuses évaginations de la membrane plasmique (Pl. III, fig. 5). Puis ce pore est obstrué par la constitution de la synapse. Les différentes étapes d'obturation du pore ont été observées dans un rameau carpogonial.

Nous avons successivement :

- une phase de dépôts denses accompagnés de figures myéliniques (Pl. II, fig. 3)
- un bouchon compact très sombre (Pl. III, fig. 6)
- un corps plus différencié analogue à celui des synapses décrites plus haut mais sans membrane Mb 2, celle-ci n'existant pas dans le rameau carpogonial (Pl. II, fig 4).

IV. DISCUSSION.

1. Nos observations s'accordent avec celles des autres auteurs sur les points suivants : ces formations diffèrent profondément du cytoplasme et de la paroi surtout après fixation au tétroxyde d'osmium. Aucun septum médian ne les traverse. Il n'y a donc pas deux types de synapses comme l'écrivait JUNGERS (1933).

2. Le corps synaptique a une morphologie très variée suivant la situation dans le thalle.

3. Les synapses du *Lemanea* sont caractérisées par une calotte dense aux électrons et par là sont comparables aux synapses d'autres Némalionales dont celles de *Batrachospermum* (GIRAUD, 1963; BROWN et WEIER, 1970) à celle de *Pseudogloiophloea* (RAMUS, 1969), à celles des Protofloridées. Le dépôt est toutefois plus discret dans le cas des autres Némalionales mais la fixation différente en est peut-être la cause.

4. Comme BOUCK (1962), BISALPUTRA *et al.* (1967), RAMUS (1969) et d'autres auteurs, nous avons reconnu l'existence d'une membrane synaptique Mb 1. Mais celle-ci ne pouvait être réellement démontrée que par l'étude de la formation des synapses, ce qui a été fait chez une Némalionale par RAMUS, chez une Céramiale par nous-même dans ce travail. La synapse est donc une formation intracytoplasmique.

5. Le liseré dense qui entoure le corps synaptique se voit très nettement après toutes fixations osmiques dans nos études.

6. Les deux faces de la synapse peuvent être séparées du cytoplasme voisin par une membrane Mb 2 dont on peut considérer la formation comme postérieure à celle du bouchon. Cette membrane a été observée d'une manière très inégale dans les espèces étudiées par d'autres auteurs.

Source MNHN, Paris

En ce qui concerne le *Griffithsia* nous pourrions établir une règle :

a. Cette membrane est présente lorsque les cellules contiguës appartenant à des rameaux végétatifs sont indépendantes. Cette indépendance a été démontrée : la nécrose d'une des cellules n'affecte pas la voisine.

b. Elle est absente de part et d'autre des synapses lorsque les cellules ont nécessairement un lien avec les cellules sous-jacentes : c'est le cas du rameau carpogonial dont les cellules sont peu différenciées, à protoplastes incolores. C'est aussi le cas du carposporophyte qui vit en parasite sur le gamétophyte femelle et dont les spores sont en cours de maturation. Elle fait encore défaut lorsque les synapses se trouvent dans de très jeunes rameaux : la division cellulaire venant de s'effectuer, la membrane Mb 2 n'est pas encore formée.

c. Lorsqu'elle n'apparaît que d'un seul côté, celui-ci appartient à la cellule inférieure ce qui pourrait traduire l'indépendance de la cellule inférieure vis-à-vis de la supérieure mais non le contraire : ainsi le spermatocyste, cellule incolore souvent sans plaste dépend de la cellule mère mais cette dernière est indépendante vis-à-vis de lui.

7. Rôle des synapses.

Il est difficile de déterminer le rôle des synapses d'après des critères uniquement morphologiques; des observations faites en Microscopie photonique ont conduit plusieurs auteurs (MANGENOT, 1924-1926; CELAN, 1940; FELDMANN et FELDMANN, 1938-1946) à émettre l'hypothèse d'un rôle conducteur. La présence de filets denses dans le corps synaptique, le développement et l'orientation du réticulum endoplasmique au voisinage des synapses, la dissymétrie du cytoplasme de part et d'autre des cellules, l'absence de membrane Mb 2 peuvent être, dans le cas précis du carposporophyte, des arguments en faveur de cette hypothèse. Dans le cas de synapses situées entre de jeunes cellules et dont la membrane Mb 2 présente des papilles, celles-ci pourraient être l'indication de matériel incorporé dans cette formation qui s'accroît au cours de la vie des cellules.

Les synapses peuvent aussi constituer des bouchons efficaces puisque la mort d'une cellule n'entraîne pas celle de ses voisines et avoir un rôle dans la cohésion des cellules en raison de leur situation au centre des septums, de leur forme et de leur consistance.

Source : MNHN, Paris

EXPLICATION DES PLANCHES

Pl. I

Fig. 1. — *Griffithsia flosculosa*. Gamétophyte femelle. Jeune rameau (70 000 x).
Fig. 2. — *Griffithsia flosculosa*. Tétrasporophyte. Rameau plus âgé que le précédent. Corps synaptique stratifié (48 000 x).

Pl. II

Fig. 3. — *Griffithsia flosculosa*. Gamétophyte femelle. Début de formation d'une synapse (S) entre le carpogone (A) et la cellule (B) sous-jacente. Septum en dôme (flèches). Dépôt de substances denses aux électrons (d) et figures myéliniques. Digitations du plasmalemme (18 000 x).
Fig. 4. — *Griffithsia flosculosa*. Gamétophyte femelle. Synapse entre la cellule support du rameau carpogonial (A) et la cellule sous-jacente (B). Réticulum endoplasmique orienté (15 000 x).

Pl. III

Fig. 5. — *Griffithsia flosculosa*. Tétrasporophyte. Formation du septum entre deux cellules (A et B) d'un rameau végétatif. Pore central ouvert. Digitations du plasmalemme, (40 000 x).
Fig. 6. — *Griffithsia flosculosa*. Rameau carpogonial. Début de formation d'une synapse (Stade 2), (45 000 x).

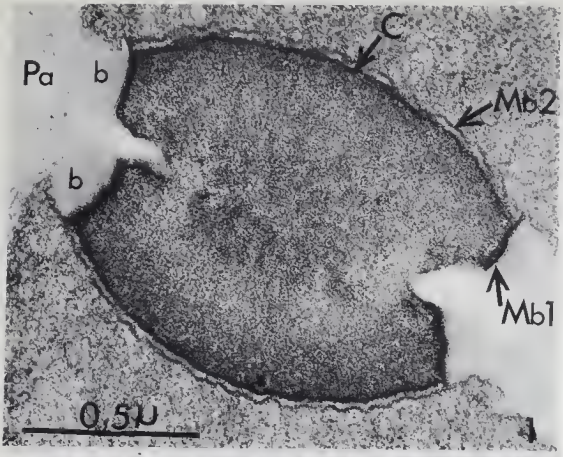
Pl. IV

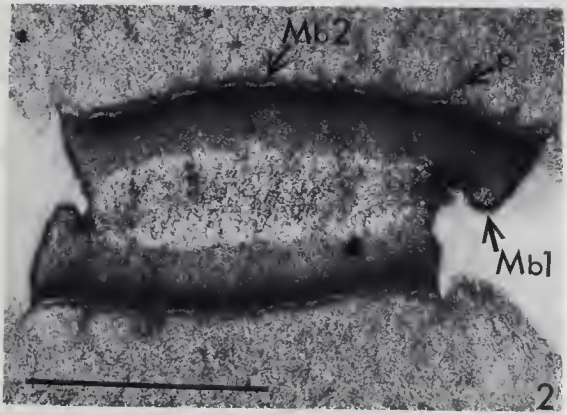
Fig. 7. — *Griffithsia flosculosa*. Carposporophyte (13 000 x).
Fig. 8. — *Harveyella mirabilis*. Jeune tétrasporophyte (30 000 x).
Fig. 9. — *Lemanea*. Gamétophyte. Fixation permanente de potassium (46 000 x).
Fig. 10. — *Griffithsia flosculosa*. Gamétophyte femelle. Synapse à la base d'un procarpe, (42 000 x).
Fig. 11. — *Rytiphlae tinctoria*. Cellule corticale (20 000 x).

ABRÉVIATIONS UTILISÉES

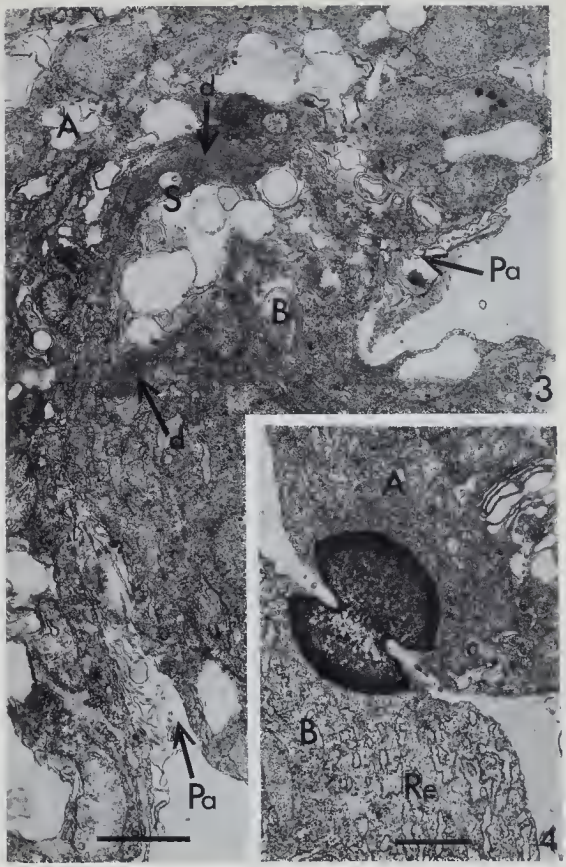
S, synapse — Pa, paroi — b, bourrelet périsynaptique — C, enveloppe corticante de la synapse — Mb 1, plasmalemme longeant le bord du pore septal — Mb 2, membrane enveloppant la synapse sur les faces cytoplasmiques — p, papilles de la membrane Mb 2 — Re, réticulum endoplasmique.

Source MNHN, Paris

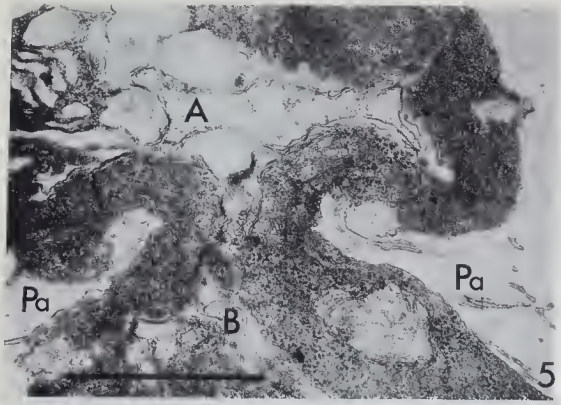


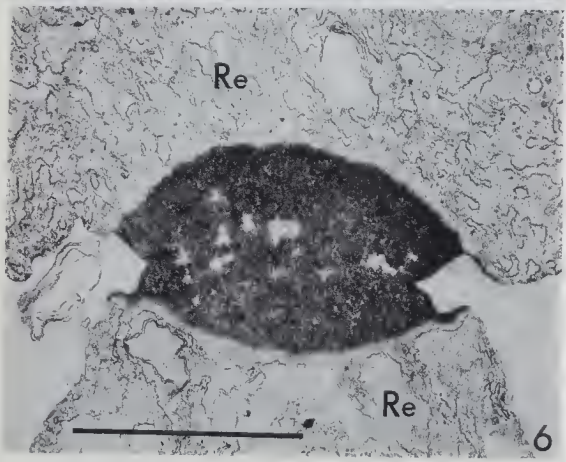


Source : MNHN, Paris

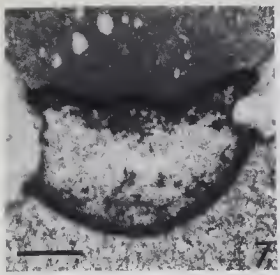


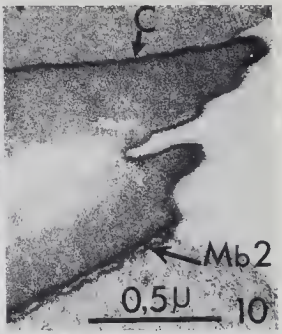
Source MNHN Paris

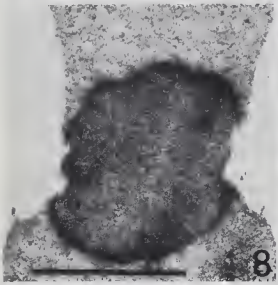


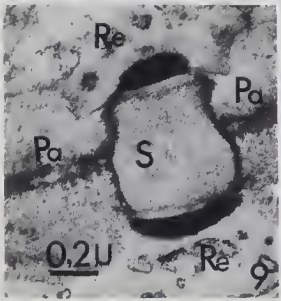


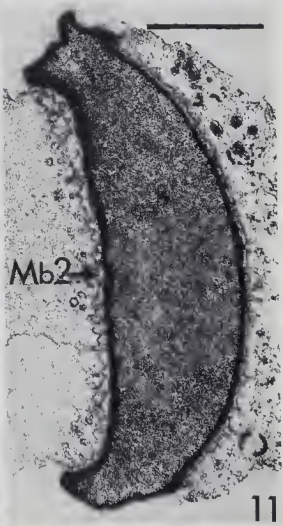
Source : MNHN, Paris











Source MNHN Paris

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BISALPUTRA, T., RUSANOWSKI, P. C. and WALKER W. S., 1967 — Surface activity, cell wall, and fine structure of pit connection in the Red alga *Laurencia spectabilis*. *J. Ultrastruct. Res.* 20 : 277-289.

BOUCK, G. B., 1962 — Chromatophore development, pits, and other fine structure in the red alga *Lomentaria baileyana* (Harv.) Farlow. *J. Cell Biol.* 12 : 553-569.

BOURNE, V., CONWAY, E. et COLE, K, 1970 — On the ultrastructure of pit connections in the *Conchocelis* phase of the red alga *Porphyra perforata* J. Ag. *Phycologia* 9 : 79-81.

BROWN, D. L. and WEIER, T. E., 1970 — Ultrastructure of the freshwater alga *Batrachospermum*. *Phycologia* 9 : 217-235.

CELAN, M., 1941 — Recherches sur les Algues rouges. *Revue Cytol. Biol. vég.* 5 : 1-168.

DANGEARD, P., 1947 — Recherches sur les communications intercellulaires chez les Floridées. *Le Botaniste* 33 : 105-156.

DAWES, C. J., SCOTT, F. M. and BOWLER, E., 1961 — A light and electron microscopic survey of algal cell walls, 1. Phaeophyta et Rhodophyta. *Am. J. Bot.* 10 (48) : 925-934.

DEMOULIN, V., 1974 — The origin of Ascomycetes and Basidiomycetes. The case for a red algal ancestry. *The Bot. Rev.* 40, 3 : 315-345.

DUCKETT, J. B. and coll., 1974 — An ultrastructural study of pit connections and percurrent proliferations in the red alga *Nemalion helminthoides* (Vell. in With.) Batt. *New Phytol.* 73 : 497-507.

FELDMANN, J. et FELDMANN, G., 1939 — Sur la structure des cellules axiales de l'*Asparogopsis armata* Harv. *C. R. Acad. Sc. Paris* 208 : 1743-1745.

FELDMANN-MAZOYER, G., 1940 — Recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée occidentale. Thèse de Doctorat ès Sciences Naturelles, Alger.

FELDMANN, J. et FELDMANN, G., 1946 — Recherches sur l'appareil conducteur des Floridées. *Revue Cytol. Biol. veg.* 8 : 159-209.

FELDMANN, J. et FELDMANN, G., 1970 — Sur l'ultrastructure des synapses des Algues rouges. *C. R. Acad. Sc.* 271 : 292-295.

GIRAUD, G., 1962 — Les infrastructures de quelques algues et leur physiologie. *J. Microscopie Fr.* 1 : 251-274.

JUNGERS, V., 1933 — Recherches sur les plasmodesmes chez les végétaux.. II. Les synapses des algues rouges. *La Cellule* 42 : 7-28.

KYLIN, H., 1940 — Ueber den Bau der Florideen Tüpfel. *K. fysiogr. Sällsk. Lund Förh.* 10 : 1-7.

LEE, R. E. and FULTZ, S. A., 1970 — Ultrastructure of the *Conchocelis* stage of the marine red alga *Porphyra leucosticta*. *Jnl Phycol. (U. S.),* 6 : 22-28.

LICHTLÉ, C. et GIRAUD, G., 1969 — Étude ultrastructurale de la zone apicale du thalle de *Polysiphonia elongata*, Rhodophycée, Floridée. *J. Microsc. Fr.* 8 : 867-874.

LICHTLÉ, C., 1974 — Étude ultrastructurale de la paroi du *Polysiphonia elongata* (Harv.) Rhodophycée, Floridée, à l'aide d'actions ménagées d'enzymes. *J. Microsc. Fr.* 23 : 93-104.

MANGENOT, G., 1924 — Sur les communications protoplasmiques dans l'appareil sporogène de quelques Floridées. *Revue algol.* 4 : 376-421.

MANGENOT, G., 1926 — Communications intercellulaires et synapses. *Bull. Histol. appl. Physiol. Path.* 3 : 18 p.

MUHLDORF, A., 1937 — Das plasmatische Wesen der Pflanzichen Zellbrücken. *Beih. bot.*

Source : MNHN, Paris

Zbl. 56 : 172-364.

MYERS, A., PRESTON, R. D. and RIPLEY, G. W., 1959 — An electron microscope investigation into the structure of Floridean pit. *Ann. bot.* 23 : 257-260.

PEYRIERE, M., 1963 — Les plastes et l'amidon floridéen chez quelques Rhodophycées. *C. R. Acad. Sc. Paris* 257 : 730-732.

PEYRIERE, M., 1974 — Étude infrastructurale des spermatocystes et spermaties de différentes Rhodophycées Floridées. *C. R. Acad. Sc. Paris* 278 : 1019-1022.

PRIOU, M. L., 1962 — Recherches sur la structure et la composition des membranes de quelques Rhodophycées. *Ann. Sc. nat. Bot.* 3 : 321-406.

PRIOU, M. L., 1969 — Infrastructure des synapses de l'Algue rouge *Bornetia secundiflora. C. R. Acad. Sc. Paris* 268 : 2177-2178.

RAMUS, J., 1969 — Pit connection formation in the red alga *Pseudogloiophloea. Jnl Phycol. (U. S.)* 5 (1) : 57-63.

RAMUS, J., 1969b — Dimorphic pit connections in red alga *Pseudogloiophloea. J. Cell Biol.* 41 (1) : 340-345.

RAMUS, J., 1970 — Properties of septal plugs from the red alga *Griffithsia pacifica. Phycologia* 10 (1) : 99-103.

SOMMERFELD, M. and LEEPER, G. F., 1970 — Pit connections in *Bangia fuscopurpurea. Arch. Mikrobiol.* 73 : 55-60.

VON MALTZAN, K. F. and CAMERON, M. L., 1964 — Structure of the Pit connection of *Polysiphonia lanosa* (L.) Tandy. *Naturwissenschaften* 51, 24 : 642.

Source MNHN, Paris

Source: MNHN, Paris

CARACTERES GÉNÉRAUX DE L'ULTRASTRUCTURE DES CORALLINACÉES (RHODOPHYCÉES).*

G. GIRAUD et Jacqueline CABIOCH **

RÉSUMÉ. — L'observation des ultrastructures complète les données plus anciennes de la cytologie des Corallinacées. Les différents types cellulaires sont précisés et redéfinis : cellules méristématiques, cellules diversement différenciées, et les aspects de leur fonctionnement sont discutés.

SUMMARY. — The first results obtained with the help of electron microscopy let to a better knowledge of the cytology of the Corallinaceae. The different cell types are redefined - first the initial cells, then the different stages of cell differenciation and function.

INTRODUCTION

Outre l'originalité que leur confère l'existence d'une calcification membranaire, le thalle des Corallinacées est constitué, comme celui de nombreuses autres Rhodophycées, par l'association de files cellulaires à croissance apicale ou subapicale, définissant un certain nombre de régions à rôle morphogénétique différencié.

L'élaboration du thalle adulte passe toujours par un stade encroûtant quelquefois réduit au massif germinatif. Ce stade fondamental encroûtant est construit sur le type multiaxial, c'est-à-dire qu'il comporte plusieurs filaments axiaux privilégiés (Pl. I, A).

Une nappe, unie ou pluristratifiée, de filaments rampants, à croissance terminale, marginale, et en principe indéfinie, constitue l'hypothalle et assure l'accroissement du thalle. Dès la marge les files hypothalliennes engendrent des ramifications dressées, à croissance subterminale et en principe définie ou discontinue, constituant le périthalle. Elles sont recouvertes vers l'extérieur par une ou plusieurs couches de cellules épithalliennes dont le rôle à la fois protecteur et secréteur a été mis en évidence récemment (GIRAUD et CABIOCH,

* Cet article est dédié à Monsieur le Professeur M. CHADEFAUD à l'occasion de son Jubilé scientifique.

** Laboratoire de Cytophysiologie végétale, ERA n° 179 du CNRS. École Normale Supérieure, 24 rue Lhomond, 75005 PARIS, et Station Biologique, 29211 ROSCOFF, France.

Rev. Algol., N. S., 1977, XII, 1-2 : 45-60.

Source : MNHN, Paris

1976a). Une cuticule de composition polysaccharidique recouvre, en outre, l'ensemble du thalle sur sa face externe.

Les thalles dressés, articulés ou non, se forment par une montée locale de filaments périthalliens qui se différencient par la suite à des degrés divers selon les genres.

Bien que l'analyse de la hiérarchisation éventuelle des différents ensembles de files cellulaires soit souvent malaisée chez les Rhodophycées multiaxiales, la construction du thalle de nombreuses Corallinacées peut être rapportée au type cladomien défini par CHADEFAUD (1952, 1960). Dans cette hypothèse, l'hypothalle représente les axes d'un cladome étalé sur le substrat, tandis que le cortex pleuridien est constitué par le périthalle. Cette interprétation schématique ne saurait être appliquée à l'ensemble des genres, les différents types de structures reconnus ne présentant pas le même degré de complexité. Des recherches précédentes (CABIOCH, 1972) ont permis de mettre en évidence les principaux types morphogénétiques de ces Algues; elles devaient être complétées par l'analyse ultrastructurale qui présentait alors des difficultés techniques liées à l'existence d'une calcification pariétale.

BAILEY et BISALPUTRA (1970) ont montré les premières images de l'ultrastructure de cellules apicales de Corallinacées articulées dans le but de reconnaître les étapes de la calcification des parois. Plus récemment les difficultés techniques liées à cette calcification ont été progressivement résolues (CABIOCH et GIRAUD, 1974) et les premiers résultats permettent de mieux définir les types cellulaires observables ainsi que les aspects de leur différenciation et de leur vieillissement.

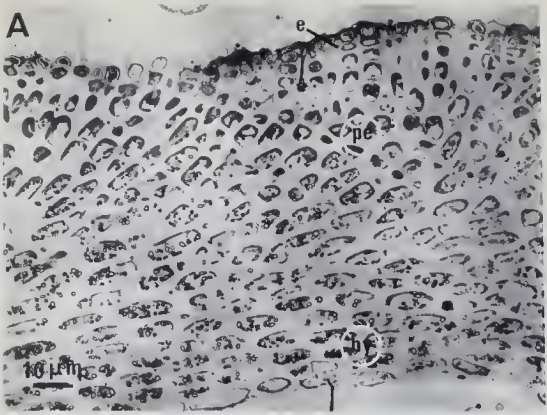
MATÉRIEL ET MÉTHODES *

Nos observations ont été effectuées sur des échantillons fraîchement récoltés de différentes Corallinacées de la région de Roscoff (*Melobesia membranacea* (Esper) Lamouroux, *Dermatolithon pustulatum* (Lamouroux) Foslie; *Lithothamnium lenormandii* (Areschoug) Foslie; *L. sonderi* Hauck; *L. corallioides* Crouan; *L. calcareum* (Pallas) Areschoug; *Mesophyllum lichenoides* (Ellis) Lemoine. *Lithophyllum incrustans* Philippi; *Corallina officinalis* Linné; *Jania rubens* (Linné) Lamouroux et *J. corniculata* (Linné) Lamouroux.

Nous avons utilisé à la fois les techniques de la microscopie à lumière (polarisée ou non) (CABIOCH, 1971) et de la microscopie électronique (GIRAUD et CABIOCH, 1976). Des coupes à congélation réalisées sur matériel non décalcifié ont permis des observations de contrôle. Des Algues du genre *Corallina* et *Mesophyllum* ont été également fixées sans décalcification puis incluses dans le Spurr et des coupes relativement fines ont été observées (sur des coupes ultrafines classiques, le calcaire est dissous). Dans tous les cas les fragments sont orientés lors de l'inclusion, de manière à obtenir des coupes longitudinales radiales dans les croûtes ou axiales dans les branches, de façon à pouvoir recon-

* Les auteurs remercient Mlle A. Spilar pour la collaboration technique dévouée et efficace qu'elle a bien voulu apporter à ce travail.

Source : MNHN, Paris



Pl. I — A : Coupe longitudinale radiale dans un thalle encroûtant de *Lithothamnion lenormandii*; — B : Deux cellules périthalliennes de *L. lenormandii* montrant les différents organites cellulaires habituels des Rhodophycées; on observe le trabécule cytoplasmique axial. (a : amidon floridéen; s : synapse).

Source MNHN, Paris

naître au mieux la filiation des cellules. Les observations ont été effectuées au microscope électronique Philips EM 300.

RÉSULTATS

Les thalles des diverses algues observées permettent de constater que malgré la calcification, les caractères généraux des cellules de Corallinacées ne diffèrent pas de ceux de l'ensemble des Floridées (Pl. I, B.). Les rhodoplastes sont bien développés, l'amidon floridéen s'accumule souvent autour du noyau, les synapses sont aisément observables. De plus, le synchronisme relatif des divisions et des vitesses d'élongation cellulaires ainsi que la faible amplitude des remaniements ultérieurs vraisemblablement liée à la calcification, donnent à la structure du thalle un aspect souvent très régulier et font de ces algues un matériel de choix pour des études anatomiques, morphogénétiques et cytologiques. Bien que le thalle puisse atteindre une épaisseur importante (plusieurs centaines de microns), les cellules internes conservent toutes les caractéristiques de cellules vivantes et fonctionnelles.

Selon leur rôle et leur degré de différenciation, on peut distinguer plusieurs types cellulaires :

1. Cellules méristématiques

Chez les Corallinacées, comme chez la plupart des Rhodophycées évoluées, les files cellulaires composant le thalle s'accroissent chacune par le jeu d'une initiale apicale à cloisonnement transversal. Les cellules-filles, bien que susceptibles de s'allonger et de présenter des remaniements membranaires ne subissent pas de recloisonnements ultérieurs. Dans le cas des types structuraux les plus complexes (CABIOCH, 1972) les initiales assurent également la ramification de toutes les catégories de filaments cellulaires. Leur position dans le thalle permet de distinguer deux types de cellules méristématiques :

a. Les initiales terminales.

Elles sont situées à l'extrémité des files cellulaires qu'elles terminent et se trouvent directement recouvertes par la cuticule externe (Pl. II, A). Le caractère multiaxial du thalle et le rythme de croissance et de division cellulaires font que les initiales sont regroupées en une ou plusieurs strates sur un même niveau que l'on qualifie habituellement de méristème. Les méristèmes terminaux peuvent être marginaux. Ce sont les méristèmes hypothalliens de certains thalles encroûtants (méristèmes unistratifiés des *Melobesia, Fosliella* etc...; méristèmes pluristratifiés des *Lithothamnium* et *Mesophyllum*). Ils sont apicaux au sommet des rameaux dressés des *Corallina* et *Jania* (Fig. 1).

Les initiales terminales ont, le plus généralement, une forme allongée et une paroi incomplètement calcifiée au pôle distal. Leur contenu est caractérisé par une vacuolisation apicale et un cytoplasme basal dense pourvu d'un gros noyau. On note également la présence de nombreux proplastes dont les systèmes mem-

Source MNHN, Paris

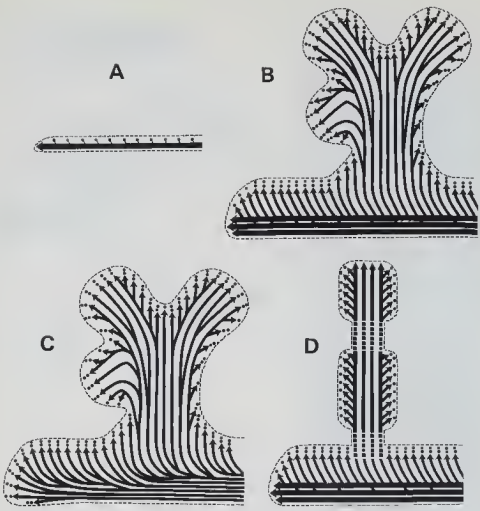
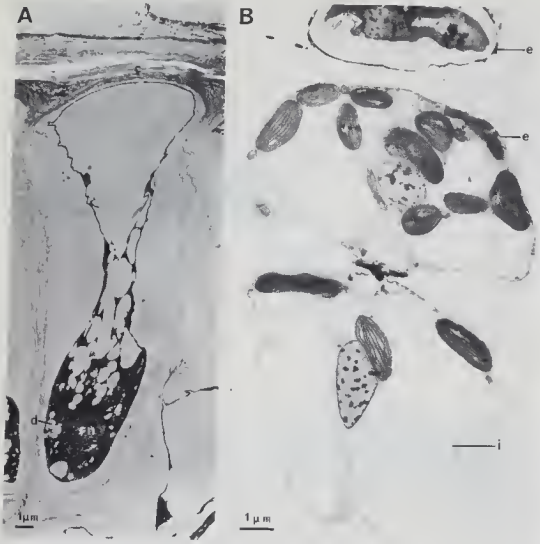


Fig. 1. — Quelques exemples de structures chez les Corallinacées (d'après J. CABIOCH, 1972). — A : Structure simple des *Melobesia* et *Fosliella*; — B : Structure des *Lithothamnium* simplement encroûtants ou branchus; — C : Structure des *Lithophyllum* simplement encroûtants ou branchus; — D : Structure des Corallinées.
Conventions : traits continus épais : hypothalle; traits continus fins : périthalle; pointes de flèches : méristèmes; points : épithalle; traits discontinus : régions non calcifiées.

branaires sont peu développés, souvent réduits à un thylakoïde central. L'absence d'amidon floridéen semble également constante. De nombreux dictyosomes sont visibles, dont les vésicules se déversent peut-être dans la grande vacuole apicale.

La paroi cellulaire se présente, sur les coupes décalcifiées, sous la forme d'une trame discrète qui vient se fusionner à la cuticule externe. Sur les côtés de la cellule, vers l'apex, elle apparaît souvent comme sinueuse et plus ou moins dilatée (Pl. II, A). Des observations sur coupes non décalcifiées montrent que cette dernière région est dépourvue de calcification. Nous avons montré précédemment que les vésicules golgiennes déversent leur contenu polysaccharidique à l'extérieur de la cellule, participant ainsi à l'élaboration de la paroi (GIRAUD et CABIOCH, 1976a). Des fibrilles polysaccharidiques se forment également sur

Source : MNHN, Paris



Pl. II — A : Initiale terminale du méristème apical de *Corallina*;. (c : cuticule; d : dictyosome; n : noyau); — B : Initiale intercalaire périthallienne de *Lithophyllum incrustans* surmontée de deux cellules épithalliennes. (e : épithalle; i : initiale).

la face externe du plasmalemme, l'ensemble de ce matériel contribue à l'élaboration, vers l'extérieur, de la cuticule stratifiée.

Les mécanismes de division n'ont pas été observés mais on sait que c'est par le cloisonnement transversal de ces initiales que s'effectue l'élongation des files cellulaires. Les initiales terminales assurent également dans tous les cas, la ramification des files hypothalliennes (expansion des hypothalles de thalles encroûtants, partition du faisceau axial des Corallinées articulées par exemple). Cette ramification s'effectue par une division pseudodichotome de l'initiale (CABIOCH, 1972). Selon les genres, c'est également à ce niveau que s'effectue l'apparition des initiales périthalliennes selon des modalités identiques. Bien que présentant une vacuole apicale, ces cellules apparaissent donc comme toujours

Source MNHN, Paris

peu différenciées, vraisemblablement sujettes à des cloisonnements fréquents; leur fonctionnement est en principe indéfini.

b. Les initiales subterminales ou intercalaires.

Elles sont situées au sommet des filaments cellulaires mais ne les terminent pas car elles sont toujours surmontées d'une file de petites cellules épithalliennes, non méristématiques, parfois réduite à un seul élément. Leurs divisions et leur croissance plus ou moins synchrones, font qu'elles apparaissent le plus souvent, sur les coupes, disposées sur un même niveau; elles constituent alors un véritable méristème intercalaire. La position relative de ce méristème est considéré par certains auteurs (ADEY, 1964; JOHNSON et ADEY, 1965) comme un caractère systématique de première importance.

Leur forme, leurs dimensions et leur contenu déjà très différencié les font ressembler à une quelconque cellule périthallienne, rendant ainsi leur identification difficile. Seule leur position sous l'épithalle dont les cellules sont plus aplaties permet de les reconnaître. Elles apparaissent pourvues de plastes développés, localisés à leur pôle apical, tandis que l'essentiel du volume restant est occupé par une grande vacuole traversée par un trabécule cytoplasmique axial où se localisent généralement le noyau et quelques rares grains d'amidon floridéen (Pl. II, B).

L'étude de la paroi permet de préciser les relations entre initiales intercalaires et cellules épithalliennes et fait ressortir un certain nombre de faits généraux :

- Dans tous les cas, la calcification intéresse l'ensemble de la paroi des initiales intercalaires ainsi que la majeure partie des cellules épithalliennes. Seule, la face la plus externe de ces cellules demeure non calcifiée.
- Malgré cette calcification intense, les structures cellulaires apparaissent en constante évolution qui se manifeste par des cloisonnements transversaux assurant la production de cellules épi et périthalliennes.

Bien que déjà différenciées ces cellules conservent tout au long de leur vie des propriétés méristématiques, en effet :

- Vers la marge des thalles jeunes leurs cloisonnements transversaux engendrent vers l'intérieur, des cellules périthalliennes dont le nombre se stabilise en principe rapidement et, vers l'extérieur, des cellules épithalliennes. Leur fonctionnement est donc appelé à se ralentir, lorsque le périthalle atteint l'amplitude maximum caractéristique de l'espèce.
- Ce fonctionnement peut également reprendre localement et de façon souvent sporadique lorsque par suite de l'usure progressive de l'épithalle protecteur, de nouvelles cellules épithalliennes doivent être produites.
- Lors de cicatrisations, les initiales intercalaires périthalliennes sont suceptibles d'acquérir un fonctionnement indéfini et deviennent alors de véritables initiales capables, après élimination de l'épithalle, de produire rapidement l'hypothalle d'une croûte de régénération (cas des *Lithothamnium*, par exemple).

Source : MNHN, Paris

2. Aspects et problèmes de la différenciation et du vieillissement cellulaires.

La différenciation et le vieillissement cellulaires interviennent rapidement après le cloisonnement de l'initiale et se manifestent de deux façons : d'une part, par la réalisation des structures cellulaires différenciées, d'autre part par l'intervention quasi simultanée d'anastomoses latérales entre cellules de files voisines. Ces deux phénomènes se réalisent avec des amplitudes différentes selon les régions du thalle considérées.

a. L'individualisation des organites cellulaires.

Les modifications les plus importantes concernent les plastes qui augmentent de taille et acquièrent une structure fonctionnelle (multiplication des thylakoïdes recouverts par leurs phycobilisomes) et sur la mise en place des vacuoles autour du trabécule axial. Une polarité se détermine rapidement, marquée par la localisation des plastes au pôle distal et celle des grains d'amidon floridéen au pôle basal.

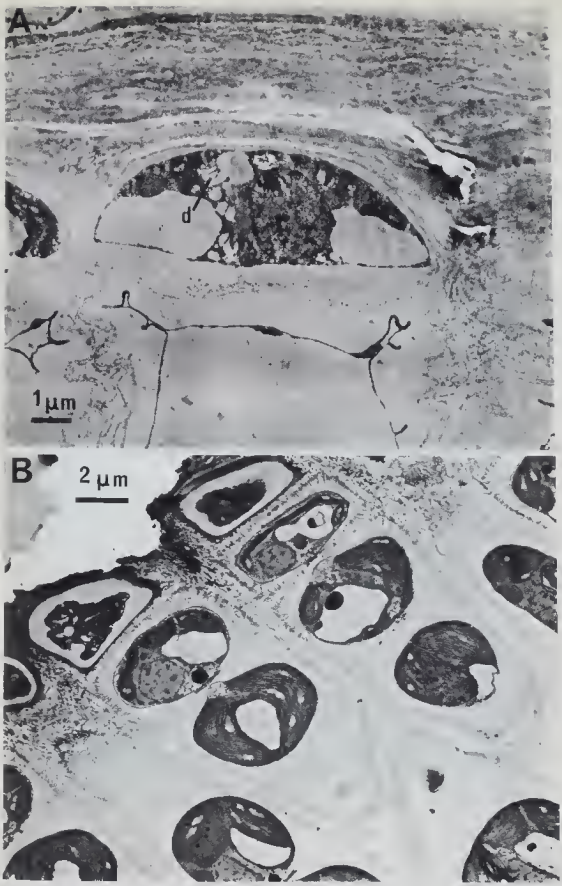
La paroi cellulaire s'épaissit progressivement au cours du vieillissement; cet épaississement est plus ou moins important selon les espèces et donne aux cellules leur forme définitive qui constitue à l'heure actuelle un des caractères systématiques les plus fiables. Il est dû à la poursuite de la sécrétion du matériel polysaccharidique accompagnée d'un accroissement corrélatif de la calcification ainsi qu'en témoignent les coupes de matériel calcifié observées au microscope polarisant.

Chez plusieurs genres (*Lithothamnium, Lithophyllum*, par exemple) la paroi des cellules différenciées forme autour de chacune d'elles un cadre cylindrique (Pl. I, B; Pl. IV, A) bien individualisé lié seulement aux cadres qui lui succèdent par les synapses primaires. De cette façon, les files cellulaires apparaissent bien distinctes. De plus, une trame externe, très discrète, forme un manchon autour de chaque file. Les espaces qui apparaissent clairs sur coupe entre ces divers éléments sont vraisemblablement remplis de cristaux de calcaire. On sait par ailleurs, depuis longtemps, que la calcification se manifeste sous la forme de petits cristaux de calcite disposés dans la trame polysaccharidique, perpendiculairement à la surface de la cellule.

b. La réalisation des anastomoses latérales.

Très rapidement, tandis que s'effectue la différenciation qui les conduira à l'état de cellules adultes, les cellules-filles issues du cloisonnement des initiales subissent déjà des remaniements importants qui se traduisent par la formation d'anastomoses latérales entre files voisines. Leur processus diffère nettement de ceux décrits jusqu'à présent (FELDMANN et FELDMANN, 1948; FELDMANN, 1963; CHADEFAUD, 1948) chez certaines Floridées car il ne fait pas intervenir de divisions nucléaires. Il est cependant probablement fréquent chez d'autres Floridées multiaxiales (CABIOCH, 1971; CODOMIER, 1972). Complexe et rapide, il implique une résorption et une soudure des parois. L'anse d'anastomose ainsi formée peut évoluer de deux manières.

Source : MNHN, Paris



Pl. III – A : Épithalle unistratifié de *Corallina officinalis*; on observe la cuticule stratifiée épaisse et la trame polysaccharidique qui s'enfonce entre les cellules; (d : dictyosomes). B : Épithalle pluristratifié de *Lithothamnium lenormandii*; dans ce cas la trame polysaccharidique apparaît plus contrastée dans les couches extérieures, témoignant d'un remaniement de la paroi (gélification).

Source MNHN, Paris

Dans un premier cas (Pl. V, A), la perforation s'accentue, les cytoplasmes se mêlent, les noyaux se regroupent et dans certains genres (*Fosliella, Neogoniolithon* par exemple) peuvent même fusionner, conduisant à la formation de véritables cénocytes uninucléés (ROSENVINGE, 1917). L'anastomose peut regrouper jusqu'à une dizaine de cellules (*Mesophyllum*) et s'effectuer au niveau même des initiales intercalaires (*Corallina, Jania*).

Dans un second cas, la perforation demeure de faible amplitude et se trouve rapidement obturée par l'apparition d'une formation synaptique qualifiée de synapse secondaire (Pl. V, B) de structure identique à celle des synapses primaires habituels.

L'observation des coupes ultrafines a permis de constater, aussi bien sur des anastomoses du périthalle que de l'hypothalle (Pl. IV, B) que les remaniements de la paroi se manifestent par une lyse du cadre polysaccharidique et au moins la soudure des manchons externes des deux files voisines impliquées dans le phénomène.

Aucun stade de formation n'étant visible, on peut en déduire que la réalisation d'une anastomose est rapide.

En outre, la distribution de ces deux types d'anastomoses ne s'effectue pas au hasard, entre les différents genres et constitue un caractère systématique important (JOHANSEN, 1969; CABIOCH, 1970, 1971, 1972).

c. Aspect et définition des différentes zones du thalle.

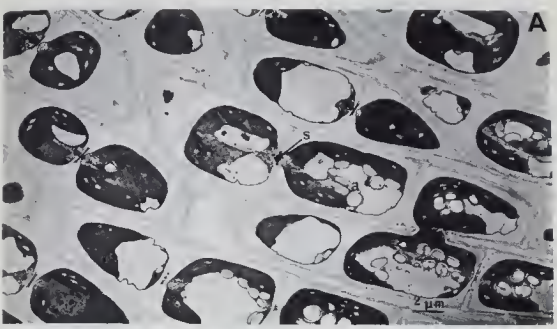
De par leur position et leurs rôles morphogénétiques relatifs, les files cellulaires constituant le thalle des Corallinacées se différencient en trois régions (hypothalle, périthalle et épithalle) reconnues depuis longtemps par les divers auteurs qui se sont intéressés à l'anatomie de ces algues (LEMOINE, 1911).

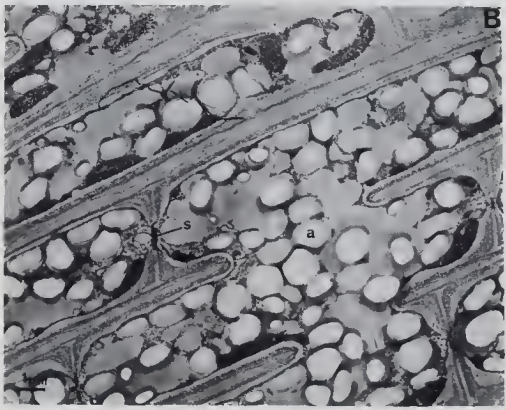
Cette différenciation en zones se marque essentiellement par deux aspects des caractéristiques cellulaires : au niveau de la paroi qui peut subir des remaniements importants (épaississement, gélification) et au niveau des éléments figurés de la photosynthèse (distribution et développement des plastes et des grains d'amidon floridéen). Ces aspects fonctionnels recouvrent en effet deux activités essentielles de l'algue : sa protection et son approvisionnement en substances carbonées, fonction de la position des cellules par rapport à la lumière incidente et l'on distingue, de l'extérieur vers l'intérieur :

- l'épithalle.

C'est la région la plus externe qui forme la première couche de cellules en contact avec le milieu ambiant dont elle n'est séparée que par la cuticule générale. Les cellules qui la composent se reconnaissent à leur forme en calotte aplatie, la partie convexe étant dirigée vers l'extérieur. Les plus externes d'entre elles sont dépourvues de calcification pariétale à leur contact avec la région cuticulaire. La description et la fonction des cellules épithalliennes ont été détaillées par ailleurs (GIRAUD et CABIOCH, 1976a). Nous retiendrons qu'elles peuvent être produites en permanence par les initiales intercalaires et que leur compor-

Source MNHN, Paris





Pl. IV — Coupes longitudinales radiales de *Lithothamnium lenormandii*; — A : Périthalle; on observe le détail des diverses couches de la paroi; — B : Hypothalle montrant le détail de la paroi et une fusion cellulaire (a : amidon; s : synapse).

Source MNHN Paris

tement secréteur assurant la formation des strates cuticulaires a permis de confirmer la distinction de deux types d'épithalles :

- les épithalles unistratifiés ont des cellules qui secrètent abondamment des produits membranaires et apparaissent enchassées dans une cuticule bien visible (Pl. III, A; Pl. IV, A et C).

- les épithalles pluristratifiés (Pl. III, B) ne sont pas recouverts par une cuticule dense, stratifiée, aussi générale, mais par la couche la plus âgée de cellules épithalliennes dont la paroi s'est gélifiée et en partie dissociée de l'ensemble. En effet, de l'intérieur vers l'extérieur les files cellulaires qui les composent montrent une modification progressive de leur contenu tandis que leur fonction secrétrice se développe. Les cellules externes s'exfolient donc tandis que de nouveaux éléments sont produits par les initiales intercalaires.

Selon les genres, l'un ou l'autre de ces deux types de fonctionnement peut être prédominant ou exclusif, mais il semble que les deux types puissent se succéder en cas de lésion externe du thalle.

- le périthalle et l'hypothalle.

Le développement relatif de ces deux régions est variable selon les espèces. On peut cependant avancer que la zone externe du périthalle (parfois le périthalle tout entier) qui est particulièrement riche en rhodoplastes accumulés au pôle distal des cellules, constitue la zone assimilatrice de l'algue. Certains auteurs qualifient parfois de cortex cette zone externe du périthalle, plus particulièrement dans le cas des thalles dressés. Le type moyen de cellule différenciée, précédemment décrite (Pl. I, B), a été choisi dans cette zone; cette cellule possède quelques grains d'amidon floridéen qui entourent le noyau ou s'accumulent au pôle distal. Au fur et à mesure que les cellules deviennent plus internes, le volume des rhodoplastes diminue tandis que le nombre et la taille des grains d'amidon floridéen augmentent.

Dans certains cas, essentiellement au niveau du périthalle, l'épaisseur des parois peut croître considérablement, la trame polysaccharidique devenant alors très lâche. Ceci laisse supposer une poursuite de la calcification au cours du vieillissement des cellules (cas des Lithothamniées arbusculaires par exemple).

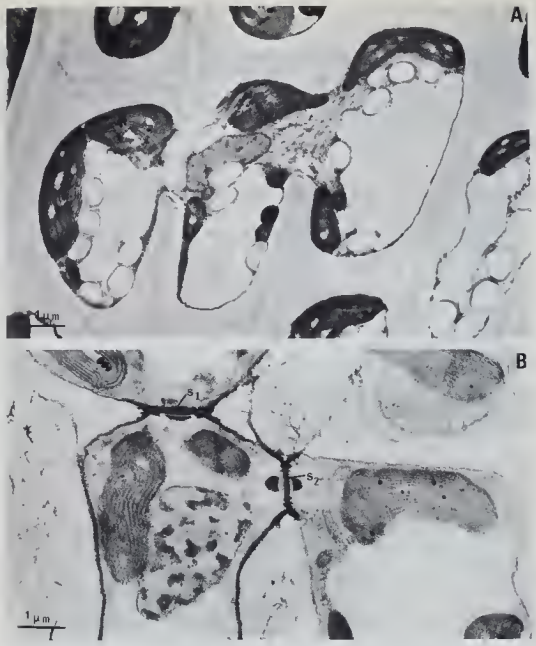
DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

Bien que les cellules des Corallinacées présentent, indépendamment de leur calcification membranaire, les caractères cytologiques fondamentaux de l'ensemble des Floridées, on peut noter, dans la différenciation de ces cellules, comme dans leur disposition, un certain nombre de particularités :

1. Particularités d'ordre cytologique

Les initiales terminales possèdent une grande vacuole distale inhabituelle chez les cellules méristématiques des autres Floridées multiaxiales (*Polyides* ou *Peyssonnelia* par exemple).

Source : MNHN, Paris



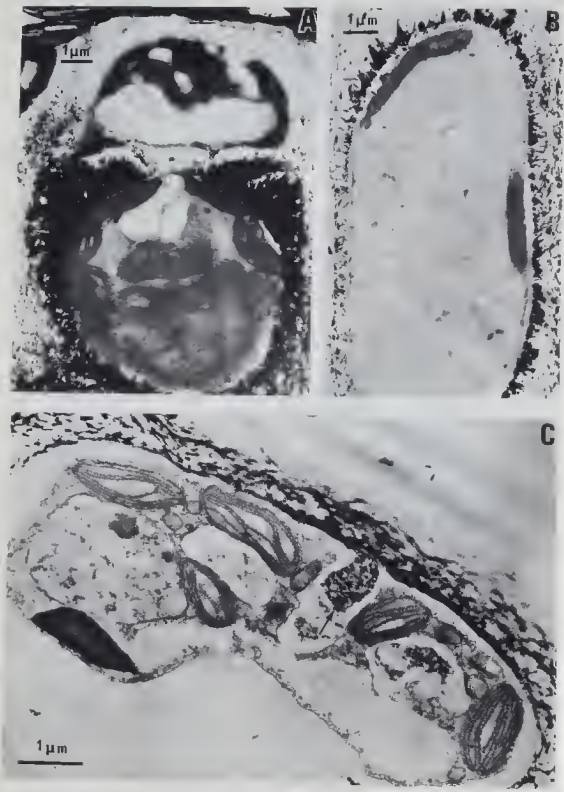
Pl. V — A : Fusion entre trois cellules dans le périthalle de *Lithothamnium lenormandii*; — B : Synapse secondaire dans le périthalle de *Dermatolithon pustulatum*. (s_1 : synapse primaire; s_2 : synapse secondaire).

L'existence de deux types de méristèmes n'est pas rare chez les Floridées multiaxiales (méristèmes axiaux et méristèmes pleuridiens ou corticaux encore peu étudiés) mais la position intercalaire du méristème cortical semble être un caractère original.

On n'observe pas, chez les Corallinacées, l'extrême différenciation entre petites cellules corticales assimilatrices et grandes cellules internes à plastes très réduits fréquente chez les Floridées à thalle épais (*Rhodymenia, Calliblepharis, Polyides* etc...). Cette faible différence de forme et de taille entre les cellules des différentes régions du thalle est peut-être liée au moins en partie à la calcification précoce de leurs parois.

La réalisation des anastomoses s'effectue selon des modalités bien précises,

Source MNHN, Paris



Pl. VI — Divers aspects des cellules de *Mesophyllum lichenoides* (A et B : matériel non décalcifié). — A : Coupe au niveau d'une initiale périthallienne surmontée de l'épithalle unistratifié; on remarque la disposition radiale des cristaux de calcite le long du plasmalemme; — B : Coupe d'une cellule hypothallienne montrant également la couche radiale cristalline et, entre deux cellules, des cristaux dispersés au milieu des files polysaccharidiques; — C : Détail d'une cellule épithallienne montrant une poche de sécrétion se déversant au niveau de la cuticule (flèche).

Source : MNHN, Paris

constantes dans l'ensemble de la famille, toujours sans division nucléaire ni multiplication du nombre des noyaux à l'intérieur des cellules.

2. Particularités de l'organisation du thalle

La présence d'un épithalle secréteur, capable de construire une cuticule externe importante ou de produire des cellules externes gélifiées, doit vraisemblablement constituer une protection des régions internes du thalle par rapport au milieu extérieur. On sait, en effet, que le calcaire de ces algues est labile (les thalles morts subissent d'importantes recristallisations; de plus, nous avons observé, lors des préparations, que la fragmentation des échantillons entraîne des dissolutions et des recristallisations externes). Il est alors permis de penser que la couche cellulaire externe du thalle, non calcifiée, joue un rôle dans la stabilité de la calcification.

La calcification des parois crée un écran supplémentaire à la pénétration des rayons lumineux; on peut donc s'étonner de la présence de rhodoplastes, bien que de taille réduite et peu nombreux, dans des cellules très internes. On ne doit pas leur supposer un rôle très fonctionnel si on les compare aux rhodoplastes nombreux et souvent de grande taille de la zone externe qui se trouvent évidemment en position favorable par rapport à la source lumineuse. L'amidon floridéen a une répartition inverse. Sa grande abondance dans la zone interne semblerait résulter du transport des sucres synthétisés dans la partie externe. La calcification implique donc comme voie préférentielle de transport les liaisons synaptiques primaires ainsi que les anastomoses latérales.

De nombreux problèmes demeurent posés. Ils concernent les remaniements internes du thalle et les phénomènes de calcification. La réalisation des anastomoses se produit selon un processus rapide dont il est difficile de saisir les étapes; quant à la calcification, aucune structure cellulaire ne nous a semblé, jusqu'à présent, responsable du phénomène (GIRAUD et CABIOCH, 1976b).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADEY, W. H., 1964 — The genus *Phymatolithon* in the Gulf of Maine. *Hydrobiologia* 24 : 377-420.

BAILEY, A. et BISALPUTRA, T., 1970 — A preliminary account of the application of thin-sectioning, freeze-etching, and scanning electron microscopy to the study of coralline algae, *Phycologia* 9 : 83-101.

CABIOCH, J., 1970 — Sur l'importance des phénomènes cytologiques pour la systématique et la phylogénie des Corallinacées (Rhodophycées, Cryptonémiales). C. *r. hebd. Séance Acad. Sci, Paris* 271 D : 296-299.

CABIOCH, J., 1971a — Essai d'une nouvelle classification des Corallinacées actuelles. C. *r. hebd. Séance Acad. Sci., Paris* 272 D : 1616-1619.

CABIOCH, J. 1971b — Étude sur les Corallinacées. I. Caractères généraux de la cytologie. *Cah. Biol. mar.* 12 : 121-186.

Source MNHN, Paris

CABIOCH, J., 1972 — Étude sur les Corallinacées. II. La morphogenèse : conséquences systématiques et phylogénétiques. *Cah. Biol. mar.* 13 : 137-287.

CABIOCH, J. et GIRAUD, G., 1974 — Remarques sur l'ultrastructure des thalles de certaines Corallinacées. *J. Microscopie* 20 : 33a.

CHADEFAUD, M., 1948 — Anastomoses interfilamenteuses de la Floridée incrustante *Petrocelis cruenta* J. G. Agardh. *Bull. Soc. bot. France*, 95 : 365-367.

CHADEFAUD, M., 1952 — La leçon des Algues (Comment elles ont évolué: comment leur évolution peut éclairer celle des Plantes supérieures). *Année biol.* 28 (5-6) : 9-25.

CHADEFAUD, M., 1960 — Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie), *in* : Chadefaud et Emberger, Traité de Botanique systématique, Paris : 1-1018.

CODOMIER, L., 1972 — Sur le développement des spores et sur l'origine des cellules étoilées médullaires des *Kallymenia* (Rhodophycées, Cryptonémiales). *C. r. hebd. Séance Acad. Sci., Paris*, 274 D : 369-371.

FELDMANN, J., 1963 — Les Algues *in* : Des Abbayes et al., Botanique. Anatomie - Cycles évolutifs - Systématique. Paris : 83-249.

FELDMANN, J. et FELDMANN, G., 1948 — Sur l'existence de synapses secondaires chez une Céramiacée. *Bull. Soc. Sci. nat. Afrique du Nord* 39 : 125-128.

GIRAUD, G. et CABIOCH, J., 1976a — Étude ultrastructurale de l'activité des cellules superficielles du thalle des Corallinacées (Rhodophyceae). *Phycologia* 15, sous presse.

GIRAUD, G. et CABIOCH, J., 1976b — Aspects ultrastructuraux de la calcification chez les Corallinacées (Rhodophycées). *J. Microscopie* 26 : 14a.

JOHANSEN, W. H., 1969 — Morphology and systematics of Coralline algae with special reference to *Calliarthron. Univ. Calif. Publ. Bot.* 49 : 1-78.

JOHNSON, J. H. et ADEY, W. H., 1965 — Studies of *Lithophyllum* and related algal genera. *Quart. Colorado School Mines* 60 : 1-105.

LEMOINE, P., 1911 — Structure anatomique des Mélobésiées. Application à la classification. *Ann. Inst. océanogr. Monaco* 2 : 1-215.

ROSENVINGE, L. K., 1917 — The marine algae of Denmark, part. II, Rhodophyceae II. *K. danske Vidensk. Selsk. Skr.* 7 : 5-112.

Source : MNHN, Paris

LA REPRODUCTION SEXUÉE CHEZ L'*ACROCHAETIUM ASPARAGOPSIDIS* (CHEMIN) PAPENFUSS, RHODOPHYCÉE

F. MAGNE *

RÉSUMÉ. — Des germinations de monospores d'*Acrochaetium asparagopsidis* prélevées dans la nature, cultivées en lumière naturelle atténuée de septembre à mai, évoluent en thalles hétérotriches qui sont des gamétophytes monoïques. Les spermatocystes et les carpogones sont situés à l'extrémité de filaments courts portés par les rameaux dressés. Les carposporophytes issus de fécondation sont constitués par un bouquet de filaments de cellules à plaste réduit et peu coloré; la cellule terminale de chaque filament se transforme en un carposporocyste. Les carpospores en germant fournissent des thalles d'aspect différent des gamétophytes et sont très vraisemblablement des tétrasporophytes. Ces faits sont discutés au triple point de vue de la systématique, du cycle de développement et de la morphologie.

UMMARY. — Germlings from monospores of *Acrochaetium asparagopsidis* picked up in natural material, cultivated under attenuated natural light from September to May, give heterotrichous thalli that are monoic gametophytes; spermatocysts and carpogonia are located at the tip of short filaments born on the erected ramuli. The carposporophytes issued from fertilization are constituted of a tuft of filaments of cells with a reduced and poorly colorated plastid; the terminal cell of each filament becomes a carposporocyst. The germinated carpospores give thalli dissimilar from gametophytes and are very probably of tetrasporophytic nature. The discussion involves systematic, life-cycle and morphology.

NTRODUCTION

Acrochaetium asparagopsidis (Chemin) Papenfuss, endophyte vivant dans la membrane squelettique de *Bonnemaisonia hamifera* Hariot, est une espèce dont la présence est fréquente à Roscoff (J. FELDMANN, 1954). Décrite par CHEMIN (1926) sous le nom de *Colaconema asparagopsidis*, à partir de matériel provenant de cette même région, elle ne semble pas avoir été réétudiée depuis et, jusqu'à ce jour, les seuls organes de reproduction observés étaient des monospores.

La mise en culture de cette espèce nous a permis d'en observer les organes sexués.

* Laboratoire de Biologie Végétale Marine, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 7 Quai St Bernard, 75005 Paris.

Rev. Algol., N. S., 1977, XII, 1-2 : 61-72.

Source MNHN, Paris

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Bonnemaisonia hamifera contenant *A. asparagopsidis* a été récolté en août 1975 à Roscoff (Finistère), à basse mer, parmi les Zostères de l'herbier situé à la pointe W de l'Ile Verte.

Les échantillons de la nature, ainsi que les organismes en culture, ont été observés *in vivo* entre lame et lamelle.

Certains individus fertiles des cultures ont été fixés au liquide de Westbrook et soumis à la réaction nucléale de Feulgen (voir MAGNE, 1964).

Les cultures ont été préparées à partir de monospores. Des fragments prélevés sur un individu de *B. hamifera*, et contenant l'*Acrochaetium* fertile à l'exclusion d'autres Rhodophycées épiphytes ou endophytes, ont fourni des spores en assez grand nombre et toutes semblables, ce qui a permis d'éliminer l'éventualité d'une présence fortuite de spores étrangères; la suite n'a fait que confirmer la justesse de cette supposition. Les plantules, dès le stade 3-4 cellules, ont été isolées les unes des autres et celles qui ont été reconnues exemptes de contamination, au nombre de trois, ont seules été retenues pour constituer le point de départ d'autant de souches multipliées ensuite par bouturages.

Les cultures ont été entretenues en milieu Erd-Schreiber (FØYN, 1934) dans des flacons de verre de 25 ml, à cape plastique. Certaines ont été placées en lumière artificielle fournie par des tubes fluorescents (Mazda, du type «blanc soleil de luxe»), sous des intensités variant de 200 à 1 200 lux et selon diverses photopériodes. D'autres ont été placées, de septembre à mai, à la température constante de 17°, dans une pièce éclairée par la lumière naturelle provenant d'une fenêtre éloignée orientée au Nord, de sorte que, même durant les matinées de mai les plus ensoleillées, la lumière disponible à leur niveau n'a jamais dépassé 600 lux, et a seulement atteint 100 lux au milieu des journées (sans soleil) de l'hiver.

RÉSULTATS

1. LE MATÉRIEL SAUVAGE

L'observation des échantillons récoltés permet de compléter la description donnée par CHEMIN (*o. c.*).

Les individus sont constitués de files ramifiées de cellules (fig. 2 et 3), logées dans l'épaisseur des membranes cellulaires les plus externes de l'hôte. Les cellules sont allongées; les dimensions qu'indique CHEMIN pour celles-ci (« 6 à 8 μm de diamètre, et 3-4 fois plus longues que larges») sont valables pour les plus jeunes d'entre elles; en vieillissant, elles atteignent et dépassent couramment 10 μm de largeur, pouvant même parfois devenir isodiamétriques. Chaque cellule contient un plaste pariétal unique occupant le plus souvent presque toute la surface cellulaire et toujours pourvu d'un pyrénoïde saillant; c'est certainement ce dernier que CHEMIN a assimilé à ...«un gros noyau médian», le véritable noyau, en

Source MNHN, Paris

effet, est de petite taille et difficile à observer aussi bien *in vivo* qu'après fixation et coloration.

Le matériel étudié présentait fréquemment des poils qui n'avaient pas encore été observés chez cette espèce; d'une longueur de 20 à 50 μm pour un diamètre de 5 μm environ, ils sont incolores et formés d'une ou parfois de deux cellules (fig. 2 et 3); ils font saillie à l'extérieur de l'hôte et semblent naître uniquement sur des cellules situées au voisinage immédiat de la surface.

Les monosporocystes se forment eux aussi sur des cellules superficielles. Ils sont isolés et insérés latéralement sur celles-ci, plus rarement en position terminale. Leur forme est subsphérique et, à maturité, leur turgescence déprime la cellule-support à leur contact de telle façon qu'ils semblent situés au fond d'une coupe. Nous n'avons pu observer, sur matériel sauvage, de sporocyste porté par une cellule de taille réduite ainsi que le signale CHEMIN. Ce dernier, qui n'a pas rencontré de sporocystes vides, pense que ceux-ci se détachent sans libérer leur contenu. A l'inverse, et sans toutefois avoir pu assister à la sortie des monospores, nous avons observé des sporocystes vides (fig. 2) et des monospores dans le voisinage immédiat, ce qui prouve que la libération de ces germes s'effectue selon le processus habituel chez les Rhodophycées. Les monospores libérées (fig. 1), d'un diamètre de l'ordre de 12 à 15 μm, présentent de lentes déformations amiboïdes et d'autre part leur plaste est repoussé vers le centre et masqué par de nombreux petits grains d'amidon floridéen.

Les souches obtenues, dérivées chacune d'une telle monospore de la nature, se sont toutes révélées par la suite être des gamétophytes monoïques.

. DESCRIPTION DES GAMÉTOPHYTES EN CULTURE

Les nombreux individus dérivant, par bouturage, de l'une ou l'autre des souches, présentent une morphologie très différente selon qu'ils se sont développés en lumière artificielle ou en lumière naturelle.

En lumière artificielle, à toutes les intensités lumineuses et tous les photorégimes utilisés, chaque bouture a évolué en un pulvinule faiblement adhérent au support, dense, à structure homogène et qui - à l'exception de monosporocystes (cf. plus loin) - n'a jamais porté d'organes de reproduction; aussi ne sera-t-il pas fait ici plus longuement mention des cultures en lumière artificielle, nous réservant de revenir éventuellement sur ce point.

En lumière naturelle, au contraire, les cultures conduisent à des thalles hétérotriches portant les organes sexuels. Les boutures donnent tout d'abord naissance à une nappe de filaments monosiphonés très étroitement appliqués au substrat et ne se ramifiant que dans deux dimensions. Les ramifications sont remarquables par deux caractères : elles sont à croissance sub-illimitée et sans hiérarchisation d'une part et, d'autre part, chacune d'elle se courbe dans un sens ou dans l'autre pour constituer une boucle plus ou moins fermée. La strate de base au curieux aspect bouclé (fig. 13), une fois constituée, s'accroît par ses marges et peut recouvrir, au bout de plusieurs semaines, une surface de plusieurs millimètres carrés.

Source MNHN, Paris

Au retour des jours longs, en mars, commencent à apparaître des rameaux dressés (fig. 5) qui diffèrent des précédents par plusieurs caractères. Leur croissance se fait sensiblement de façon rectiligne. Ils sont formés de filaments à croissance indéfinie, constitués de files unisériées de cellules allongées, pouvant donner naissance à d'assez peu nombreuses ramifications de constitution identique, et portant de très nombreuses ramifications courtes formées d'un petit nombre de cellules plus ou moins isodiamétriques et se terminant, en principe, soit par un poil, soit par un carpogone, soit par un ou plusieurs spermatocystes. Ces ramifications courtes sont insérées, à raison d'une, deux ou plus sur chaque cellule du filament principal - qu'on peut considérer comme un axe-, et en position alterne ou opposée.

Ces rameaux dressés fertiles naissent, au début tout au moins, sur un territoire relativement limité du centre de la strate basale et leur ensemble, assez peu fourni, constitue une sorte de mèche dressée atteignant jusqu'à 2 mm de haut (d, fig. 12). Par la suite, la production de rameaux dressés s'étend progressivement à la plus grande partie de la surface de base. Plus tard encore, quelques rares filaments rampants (f, fig. 12), tout en restant prostrés, acquièrent la structure particulière aux productions dressées ainsi que leur faculté de croissance indéfinie, et rayonnent à la périphérie.

Il faut noter, au cours de ces cultures, pourtant réalisées dans une ambiance lumineuse nettement focalisée, qu'aucune réaction d'orientation phototropique des filaments n'a pu être observée.

3. REPRODUCTION VÉGÉTATIVE

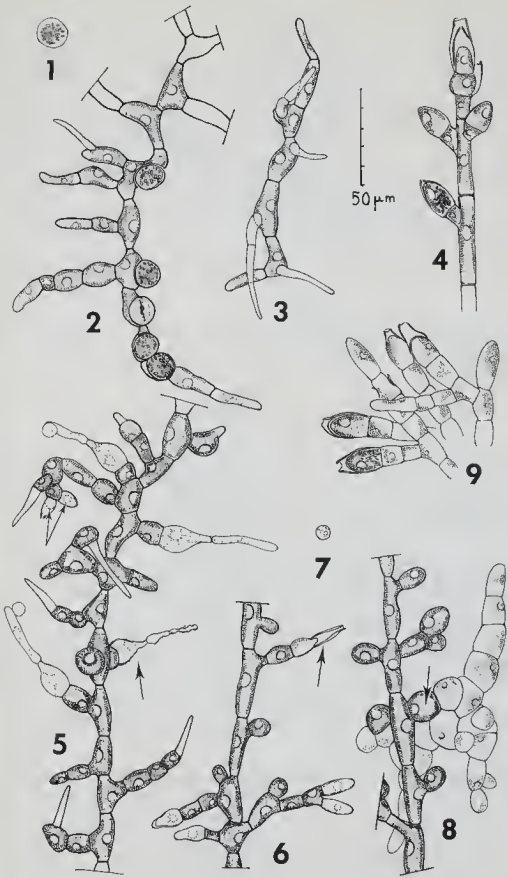
La reproduction végétative, par le moyen de monospores, a déjà été décrite plus haut chez le matériel sauvage.

Chez l'algue en culture, cette reproduction n'a été observée que sur du maté

Fig. 1 à 3. — matériel sauvage. — 1 : monospore libérée. — 2 : filament observé en plan, por teur d'un poil et de cinq monosporocystes dont un vide. — 3 : filament jeune, porteur d quatre poils dont deux sont bicellulaires.

Fig. 4 à 9. — matériel observé en culture. — 4 : monosporocystes, chacun d'eux étant sup porté par une cellule courte. — 5 : portion de filament dressé d'un gamétophyte fertile sur un axe à croissance indéfinie sont insérées des ramifications courtes formées en géné ral de cellules isodiamétriques et portant, soit des poils, soit des spermatocystes (doubl flèche), soit des carpogones; ici, deux de ceux-ci viennent d'être fécondés et un troisiè me, ne l'ayant pas été, est en voie de dégénérescence (flèche simple). — 6 : idem, ave spermatocystes dont l'un est vide (flèche) et en cours de régénération. — 7 : spermatie libe rée. — 8 : filament dressé supportant un jeune gonimoblaste; les cellules de celui-ci, à plaste réduit, se distinguent bien de la cellule-support du carpogone originel (flèche — 9 : filaments de gonimoblaste mûr; les cellules apicales sont transformées en carpospo rocystes.

Source : MNHN, Paris



Source MNHN, Paris

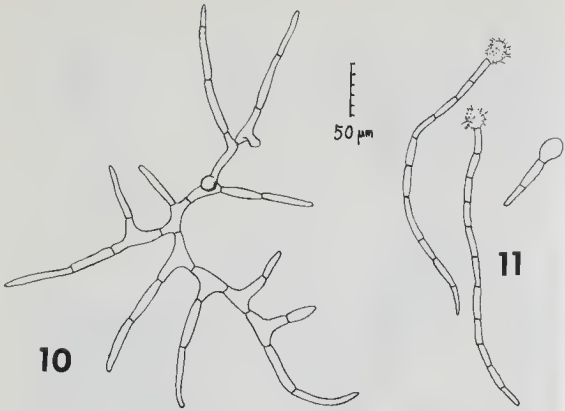


Fig. 10 et 11. — plantules. — 10 : plantule issue d'une monospore de gamétophyte dont la membrane (flèche) subsiste encore. — 11 : trois plantules issues de carpospores; chez deux d'entre elles, la spore s'est vidée et son enveloppe est couverte de corps bactériens; chez la troisième, la spore ne s'est pas vidée.

riel cultivé en lumière artificielle. La production de monosporocystes a lieu généralement quelques jours après le renouvellement du milieu de culture.

Les monosporocystes observés en culture (fig. 4) se forment à l'extrémité de filaments rectilignes où ils sont réunis en groupe évoquant un épi. Chacun d'eux est supporté par une cellule courte correspondant sans doute à celle qu'a observée CHEMIN sur matériel sauvage. Ils sont ovoïdes, mesurant 13 x 20 µm, et produisent des monospores semblables à celles de la nature. Très fréquemment, les sporocystes vides sont le siège d'une régénération à partir de la cellule basale, et ceci peut se répéter.

La monospore, lors de sa germination, bourgeonne une cellule allongée dans laquelle elle peut se vider de son contenu ou non, et qui est la première d'un filament qui s'applique étroitement sur le substrat. Toutes les cellules - y compris l'embryospore si elle a conservé du cytoplasme - émettent au moins un diverticule latéral qui est l'origine d'une ramification. Enfin, le filament principal aussi bien que les ramifications tendent à se courber, amorçant la structure si particulière de la strate basale du futur thalle (fig. 10).

Source MNHN Paris

4. REPRODUCTION SEXUÉE

Les organes sexuels sont portés par les filaments dressés du thalle hétérotriche et fixés en principe à l'extrémité des rameaux courts que présentent ceux-ci. Les thalles sont monoïques et les organes de chaque sexe sont répartis au hasard.

Le carpogone est ordinairement porté par un rameau latéral formé d'une seule cellule de forme isodiamétrique, on rencontre aussi, toutefois, quelques cas de carpogones insérés directement sur une cellule de l'axe.

Les étapes de la différenciation du carpogone ont pu être suivies. Il se forme à partir d'une cellule d'apparence banale dont l'extrémité s'étire, puis bourgeonne une cellule allongée, plus ou moins cylindrique, à contenu incolore, qui constituera le trichogyne; en même temps, le plaste originel s'involue, se décolore progressivement puis devient invisible, tandis que le noyau, qui a notablement grossi, est parfaitement identifiable au milieu d'un cytoplasme très vacuolisé (fig. 5).

Les spermatocystes (fig. 5, 6 et 14) se différencient à l'extrémité des rameaux latéraux bien reconnaissables par les cellules qui les constituent, isodiamétriques le plus souvent, nettement plus petites que les voisines et au nombre de une à sept ou parfois davantage.

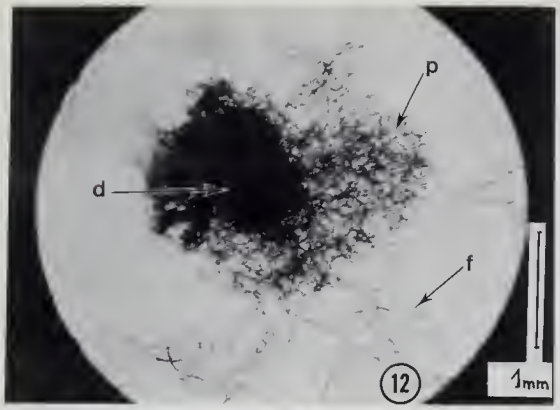
Les spermatocystes eux-mêmes sont incolores et, à maturité, ellipsoïdaux, ovoïdes ou parfois lagéniformes, d'une longueur d'environ 10 μm; ils peuvent être isolés ou réunis à deux-trois sur une même cellule. Les spermaties (fig. 7), incolores, d'un diamètre d'environ 7 μm, se fixent sur le trichogyne (fig. 5) et très vraisemblablement la fécondation en résulte.

Le développement du carposporophyte qui s'ensuit n'a pu être étudié aussi complètement qu'il aurait été souhaitable : les premiers stades, et en particulier le mode de segmentation du carpogone fécondé, n'ont pu être saisis. Le carposporophyte développé est constitué d'un seul gonimoblaste formé d'un bouquet de filaments ramifiés surtout à leur base, et rayonnant à partir de l'emplacement du carpogone originel. Les cellules dont il est formé sont pour la plupart isodiamétriques; elles se distinguent parfaitement des cellules végétatives voisines, et en particulier de la cellule-support du carpogone, par leur contenu pourvu seulement d'un petit plaste peu coloré, à pyrénoïde réduit et pas toujours visible (fig. 8).

Ce plaste reprend volume et couleur dans les cellules apicales des filaments gonimoblastiques, lorsque celles-ci se transforment en carposporocystes; ces derniers (fig. 9), par leurs dimensions, leur forme et leur capacité de régénérer après une première émission, sont extrêmement comparables d'aspect aux monosporocystes observés en culture.

Une coloration des noyaux, selon la technique de Feulgen, n'a pas permis de dénombrer les chromosomes, par suite des très faibles dimensions des noyaux. Toutefois, la colorabilité des noyaux du carposporophyte s'est montrée nettement plus intense que celle des noyaux du gamétophyte; on peut avec assez de

Source MNHN, Paris



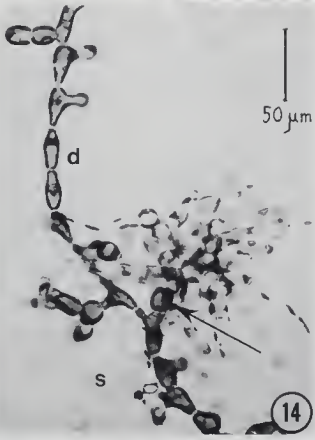


Fig. 12 à 14. — matériel en culture. — 12 : thalle gamétophytique adulte photographié en plan et montrant : la partie prostrée (p) comportant quelques filaments rectilignes fertiles (f) et l'ombre correspondant à la partie dressée du thalle (d). — 13 : détail de la partie prostrée, formée de rameaux courbés. — 14 : segment de rameau dressé (d) portant des spermatocystes vides (s) et un jeune gonimoblaste inséré sur la cellule-support du carpogone originel (flèche).

Source : MNHN, Paris

vraisemblance, en déduire que les premiers sont diploïdes par rapport aux seconds.

5. DÉVELOPPEMENT DES CARPOSPORES

La germination des carpospores suit un déroulement différent de celui des monospores : le filament né de la spore s'accroît de façon sensiblement rectiligne et ne se ramifie que très tard (fig. 11).

Les individus qui en dérivent, observés en culture à côté des gamétophytes, se distinguent nettement de ces derniers. Leur partie rampante, fort peu ramifiée, ne constitue pas une strate basale dense; les filaments dressés qui s'en élèvent sont peu nombreux, peu divisés et ne portent aucun rameau court; ils sont comparativement très longs (jusqu'à 10 mm) et leur ensemble forme une touffe très lâche et flexueuse. Ils n'ont jusqu'à ce jour pas présenté d'organes reproducteurs.

DISCUSSION

1. La position systématique de cette espèce est maintenant certaine. La présence d'organes sexués, ainsi que leur morphologie et le mode de formation du carposporophyte, conformes à ceux déjà décrits chez d'autres espèces sexuées d'*Acrochaetium*, conduisent à la placer dans ce genre. Ceci confirme l'opinion de PAPENFUSS (1945, p. 321), contre celle de KYLIN (1944) et d'autres auteurs plus récents, tel WOELKERLING (1971) qui la maintiennent dans le g. *Colaconema* Batters.

On connaît actuellement quatre autres espèces d'*Acrochaetium*, décrites initialement sous le nom générique de *Colaconema*, qui sont à la fois très proches d'*A. asparagopsidis* par leurs caractères et qui, comme lui, vivent en endophytes dans des Bonnemaisoniacées. Il s'agit de :

1) *A. bonnemaisoniae* (Batt.) J. et G. Feldmann 1939 (*Colaconema bonnemaisoniae* Batters 1896) vivant dans le *Bonnemaisonia asparagoides* des côtes européennes;
2) *A. japonicum* (Inagaki) Papenfuss 1945 (*Colaconema simplex* Inagaki 1935) du *Bonnemaisonia asparagoides* du Japon;
3) *A. americanum* (Jao) Papenfuss 1945 (*Colaconema americana* Jao 1936), du *Bonnemaisonia hamifera* des côtes américaines de l'Atlantique Nord; enfin :
4) *Acrochaetium deliseae* (Levring) comb. nov. (*Colaconema deliseae* Levring 1953) vivant dans le *Delisea fimbriata* en Australie.

Ces cinq taxons, connus jusqu'alors seulement sous la forme de plantes à monosporocystes, et dont la distinction repose presqu'uniquement sur des caractères fragiles tels que nature de l'hôte, dimensions cellulaires et présence de poils, sont peut-être conspécifiques ainsi que cela a déjà été suggéré (WOELKERLING, *o. c.*). La culture des quatre autres espèces, si elle en procurait l'état sexué, fournirait des caractères permettant de confirmer, ou d'infirmer cette supposition.

Source MNHN, Paris

2. Le cycle de développement de l'*A. asparagopsidis* nous paraît devoir être dès maintenant considéré comme diplo-haplophasique et trigénétique.

Le résultat de l'examen des noyaux cellulaires, bien que très limité, permet de penser que la réduction chromatique n'a pas lieu lors de la division du zygote; elle doit donc être recherchée ailleurs, vraisemblablement dans des tétrasporocystes.

L'étude morphologique montre que les individus nés des carpospores diffèrent profondément, par les caractères des très jeunes individus aussi bien que par ceux des plantes plus développées, des individus gamétophytiques; ils sont donc d'un autre nature et représentent vraisemblablement les tétrasporophytes dans lesquels peut s'accomplir l'indispensable méiose.

On est pour le moment réduit à des suppositions en ce qui concerne l'état de ce tétrasporophyte dans son milieu naturel. Peut-être lui correspond-il une forme déjà décrite, mais dont on ignore encore la nature exacte. Peut-être se présente-t-il lui aussi sous l'aspect de filaments endophytes dans le *Bonnemaisonia hamifera*, sous lequel l'espèce nous était jusqu'alors seulement connue.

Cette dernière éventualité n'est pas à rejeter. Il ne serait pas surprenant, en effet, que chez cette espèce où la morphologie du gamétophyte est si plastique, le tétrasporophyte puisse se présenter, lui aussi, à la fois sous une forme libre et sous une forme endophyte en filaments très peu différents ou semblables à ceux qui représentent le gamétophyte dans cette dernière situation. Il faut ajouter que les conditions dans lesquelles ont été préparées les trois souches utilisées (à partir d'un seul individu de *B. hamifera*), n'excluent pas la possibilité que les trois monospores fondatrices puissent être issues d'un même individu d'*Acrochaetium*; autrement dit, l'état actuel de nos connaissances ne permet pas d'affirmer que tous les filaments endophytes dans le *B. hamifera* représentent des gamétophytes.

Le gamétophyte mûr devra, lui aussi, être recherché dans la nature. Nous savons maintenant qu'il peut se développer et produire ses organes sexuels à l'état libre : c'est peut-être sous cette forme que s'accomplit chez cette espèce la reproduction sexuée. Mais il est également possible que des filaments sexuellement caractérisés se développent à partir des filaments endophytes rencontrés jusque là. Si tel est le cas, la structure du thalle réalisé dans ces conditions, devra être précisée.

Les nombreuses questions qui se posent ainsi à propos de l'état de cette espèce, dans la nature, ne pourront être élucidées que par une minutieuse et patiente enquête que nous n'avons pu qu'ébaucher, et qui est jusqu'à maintenant demeurée sans résultat.

3. La morphologie du gamétophyte appelle au moins une remarque.

Si la condition hétérotriche, fréquente chez les *Acrochaetium*, ainsi que l'aspect bouclé des rameaux rampants, qui peut n'être qu'une simple particularité, ne semblent pas devoir nous retenir, en revanche on ne peut manquer d'être frappé par la différenciation marquée des rameaux dressés. Ceux-ci, formés

Source : MNHN, Paris

d'axes à croissance illimitée supportant des rameaux courts, évoquent fortement les cladomes de bien des Floridées et leurs axes porteurs de pleuridies, tels que les conçoit M. CHADEFAUD (1954); l'opposition entre les deux types de rameaux est en outre renforcée par le fait qu'ils sont constitués de cellules différentes par leur proportions, et que les rameaux courts sont spécialisés dans la production d'organes sexuels.

Cette observation montre que la morphologie du nématothalle des *Acrochaetium*, considérée jusque là comme particulièrement simple, peut en réalité atteindre dans certains cas un degré de différenciation proche de celui des autres Floridées.

Cette contribution est dédiée à Monsieur le Professeur M. CHADEFAUD, à qui je dois en grande partie ma vocation de chercheur et qui depuis n'a cessé de m'accorder sa bienveillante attention; qu'il veuille bien trouver ici un témoignage de respectueuse affection à l'occasion de son Jubilé scientifique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHADEFAUD, M., 1954 — Sur la morphologie de quelques Céramiacées. *Rev. Alg.*, N. S. 1 : 71-87.

CHEMIN, E., 1926 — Une nouvelle espèce de *Colaconema* sur *Asparagopsis hamifera* Okam. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 183 : 900-902.

FELDMANN, J., 1954 — Inventaire de la flore marine de Roscoff. *Travaux de la S. B. R.*, supp. 6 : 1-152.

FELDMANN, J. et G., 1940 — Additions à la flore des algues marines de l'Algérie, 2. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 31 : 453-464.

FØYN, B., 1934 — Lebenszyklus und Sexualität der Chlorophycee *Ulva lactuca* L. *Arch. Protistenk.* 83 : 154-177.

INAGAKI, K., 1935 — Some marine algae recently discovered in Japan and new to Science. *Sci. Papers Inst. alg. Res.*, Hokkaido Imp. Univ., I (1) : 41-49.

JAO, C. C., 1936 — New Rhodophyceae from Woods Hole. *Bull. Torr. bot. Club*, 63 : 237-257, pl. 10-13.

KYLIN, H., 1944 — Die Rhodophyceen den Schwedischen Westküste. *K. Fys. Säll. Forh., Lund.*, 55 : 5-104, pl. 1-32.

LEVRING, T., 1953 — The marine Algae of Australia. I. Rhodophyta : Goniotrichales, Bangiales and Nemalionales. *Arkiv. f. Bot.*, ser. 2 (2) : 457-530.

Source : MNHN, Paris

MAGNE, F., 1964 – Recherches caryologiques chez les Floridées (Rhodophycées). *Cah. Biol. mar.*, 5 : 461-671.

PAPENFUSS, G. F., 1945 – Review of the *Acrochaetium-Rhodochorton* complex of the red algae. *Univ. Calif., Publ. bot.*, 18 (14) : 299-334.

WOELKERLING, W. J., 1971 – Morphology and taxonomy of the *Audouinella* complex (Rhodophyta) in Southern Australia. *Australian J. Bot.*, suppl. ser., 1 : 1-91.

Dans une publication qui nous avait jusque là échappé (Experiment with some endophytic and endozoic *Acrochaetium* species. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 1969, 3 : 246274), WHITE et BONEY montrent qu'ils ont obtenu l'*Acrochaetium asparagopsidis* en culture à partir de monospores de la nature. L'illustration qu'ils fournissent (fig. 12 f) correspond aux individus obtenus par nous-même à partir de carpospores, et que nous considérons comme des tétrasporophytes. Ainsi, on peut supposer que, chez cette espèce, à la fois les gamétophytes et les tétrasporophytes vivent effectivement en endophytes dans le *Bonnemaisonia hamifera*. (Note ajoutée pendant l'impression).

Source : MNHN, Paris

SUR LE CYCLE DU *SCHIZYMENIA DUBYI* (CHAUVIN EX DUBY) J. AGARDH (NÉMASTOMACÉE, GIGARTINALE) *

Françoise ARDRÉ **

RÉSUMÉ. – Dans la nature, les frondes du *Schizymenia dubyi* émergent de thalles encroûtants semblables à l'*Haematocelis rubens* stérile mais qui, parfois, portent aussi des tétrasporocystes zonés. Plusieurs hypothèses sont proposées pour tenter d'élucider le cycle du *S. dubyi*.

SUMMARY. – In the field, the erect fronds of *Schizymenia dubyi* arise from basal crusts looking like sterile *Haematocelis rubens* but which, sometimes, also bear zonate tetrasporangia. Several hypothesis are proposed to try to explain the life-history of *S. dubyi*.

INTRODUCTION

Depuis que MAGNE (1961a, 1961b, 1964) a contesté l'existence des Rhodophycées haplobiontes, de nombreuses espèces, qui ne semblaient être représentées dans la nature que par des gamétophytes (porteurs de carposporophytes), ont été étudiées en culture afin de rechercher la génération tétrasporophytique.

Pour ne s'en tenir qu'aux Gigartinales, ces recherches ont en effet prouvé, dans la plupart des cas, l'existence d'un tétrasporophyte jusqu'alors ignoré : celui-ci était soit rapporté à un autre taxon par suite d'une morphologie très différente, soit inconnu dans la nature. Au premier de ces cas appartient l'*Halarachnion ligulatum* (Wood.) Kütz. couplé au *Cruoria rosea* (BOILLOT, 1965, 1972), et le *Turnerella pennyi* (Harv.) Schmitz au *Cruoria arctica* (SOUTH *et al.*, 1972), au second, le *Neurocolon reniforme* (P. et R.) Zan. dont le tétrasporophyte n'a pu être identifié à une «espèce» déjà existante (CODOMIER, 1972). Ces résultats confirment l'hypothèse selon laquelle des algues dont les seuls

* Cet article est dédié à Monsieur le Professeur M. CHADEFAUD à l'occasion de son Jubilé scientifique.

** Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 12 rue de Buffon, 75005 Paris. - L. A. n° 257 (C.N.R.S.).

Rev. Algol., N. S., 1977, XII, 1-2 : 73-86.

Source : MNHN, Paris

organes reproducteurs connus sont des tétraspores pourraient être la «phase manquante» du cycle de plusieurs Floridées (DIXON, 1963).

Le cycle des *Gigartina* du sous-genre *Mastocarpus* a donné lieu, par contre, à des interprétations contradictoires. WEST (1972) a montré que le *Petrocelis franciscana* semblait être le tétrasporophyte du *G. agardhii* Setch. et Gardn. Cependant, les résultats obtenus à partir de cultures de tétraspores de *Petrocelis* et de carpospores de *G. agardhii*, *G. papillata* (C. Ag) J. Ag, *G. pacifica* Kjell. et de *G. stellata* (Stackh.) Batt. (WEST, 1972; WEST et POLANSHEK, 1972, 1975; POLANSHEK et WEST, 1975) font supposer à ces auteurs que la fécondation pourrait ou non intervenir dans certaines populations, le tétrasporophyte étant ainsi un stade obligatoire ou facultatif. De même KIM (1976) suggère que bien que des thalles mâles, femelles et avec tétraspores du *G. cordata* (Tur.) Kim et du *G. cornucopiae*(P. et R.) Kim soient connus dans la nature, certaines populations pourraient avoir un cycle asexué. Les observations de CHEN, EDELSTEIN et McLACHLAN (1974) en ce qui concerne le *G. stellata* sont bien différentes : les carpospores germent en des thalles discoïdes d'où naissent des frondes dressées gamétophytiques, sans intervention d'un tétrasporophyte; la fécondation n'ayant pas lieu, ces auteurs concluent que cette espèce a un cycle autonome apomictique qu'ils considèrent comme vraisemblablement haploïde; de plus, ils présument que le cycle doit être aussi entièrement apomictique chez *G. agardhii*, *G. papillata* et *P. franciscana*.

D'autres Gigartinales ne semblent pas non plus toujours présenter la succession classique gamétophyte-carposporophyte-tétrasporophyte. Le *Calosiphonia vermicularis* (J. Ag.) Sch. présente deux modes de développement : le premier consiste en l'alternance de trois générations hétéromorphes, gamétophyte-carposporophyte-tétrasporophyte, le second comporte la suppression des tétrasporophytes; celle-ci serait due à un développement parthénogénétique du carposporophyte (MAYHOUB, 1975). FARNHAM et FLETCHER (1976) ont découvert, dans la nature, que les frondes dressées de l'*Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries émergeaient de croûtes tétrasporangiales identifiables au *Porphyrodiscus simulans* Batt.

Le développement du *Schizymenia dubyi* a été étudié en culture d'abord par CHEMIN (1937), qui n'en a observé que les premiers stades , puis, récemment, par CODOMIER (1974). C'est à partir d'échantillons provenant de Biarritz que CODOMIER (comm. pers.) a réalisé la culture de cette espèce. D'après le résumé concernant cette étude, seul élément d'information actuellement en notre possession, les carpospores germent puis se divisent pour donner un disque hémisphérique composé de plusieurs couches de cellules ne présentant ni fusions, ni synapses secondaires. C'est sur ce disque que la fronde foliacée prend naissance après plusieurs mois, à partir de certaines cellules du thalle. Il n'y aurait donc pas intervention de tétraspores.

L'étude de thalles du *S. dubyi* et de l'*Haematocelis rubens* J. Ag. du Portugal et de la côte basque m'avait conduite à supposer que l'*Haematocelis* pourrait être le tétrasporophyte du *S. dubyi*. Les résultats obtenus en culture par CODOMIER venaient infirmer cette hypothèse. J'ai donc étudié à nouveau le matériel du Portugal, et fait de nouvelles récoltes de ces deux espèces sur la côte bas-

Source : MNHN, Paris

que. De plus, j'ai examiné, après réhumectation, de nombreux échantillons conservés dans les Herbiers du Muséum de Paris (Herb. Gén., Thuret, Sauvageau). La présente note expose les résultats de ces observations.

L' *HAEMATOCELIS RUBENS* DANS LA NATURE

L'*H. rubens* est connu en Angleterre (BATTERS, 1889, 1902; NORTON, 1970), en France (*Haematophloea crouani* J. Ag., CROUAN, 1858, 1867; SAUVAGEAU, 1897; FELDMANN, 1954; ARDRÉ, 1961; VAN DEN HOEK et DONZE, 1966), en Espagne-Atlantique (SAUVAGEAU, 1897; DONZE, 1968), au Portugal (ARDRÉ, 1970).

L'*Haematocelis rubens* J. Agardh (1851), type du genre, a été décrit d'après un spécimen récolté par les frères CROUAN à Brest. Il est actuellement classé dans les Cruoriacées-Gigartinales (KYLIN, 1956), ou dans les Squamariacées-Cryptonémiales (PARKE et DIXON, 1968). En raison de l'impossibilité d'attribuer au g. *Haematocelis* une position systématique satisfaisante, DENIZOT (1968) le place avec d'autres genres dans les «incertae sedis» et il est persuadé que certains d'entre eux «n'ont pas d'existence autonome, et ne sont que des phases de cycle».

Les thalles, de couleur rouge sombre, souvent coalescents, étroitement appliqués au substrat (rochers, coquilles, parfois épiphytes sur d'autres algues), peuvent atteindre plusieurs centimètres de diamètre; ils se rencontrent dans des stations très ou moyennement battues de l'infralittoral et de l'horizon inférieur de l'étage littoral, ou plus rarement dans les cuvettes à un niveau plus élevé. Les thalles peuvent atteindre une épaisseur de 700 μm. Ils sont constitués d'un hypothalle s'accroissant par un méristème marginal unistratifié, et d'un périthalle dont les filaments fortement coalescents ne comportent ni fusions cellulaires ni synapses secondaires. Dans des coupes perpendiculaires à la marge, les files périthalliennes sont nettement obliques puis verticales (Pl. I, D; Pl. II, 1 et 2); quand le périthalle atteint une certaine épaisseur, il présente des zones de croissance horizontales. Les tétrasporocystes zonés sont apicaux et disposés dans la zone superficielle (CROUAN, 1856, 1867; NEWTON, 1931; DENIZOT, 1968; ARDRÉ, 1970). Les tétraspores sont libérées par rupture des parois des tétrasporocystes. D'après des échantillons récoltés à Montedor au Portugal (ARDRÉ, 1970), l'émission des tétraspores n'a pas toujours lieu. En effet, ces thalles qui atteignent 700 μm d'épaisseur, sont remarquables par le fait qu'ils présentent trois et parfois quatre zones superposées de sporocystes. Cette particularité avait déjà été observée dans ce genre par BAARDSETH (1941) dans une algue épiphyte sur des stipes de Laminaires, pour laquelle il créa une espèce nouvelle *Haematocelis* (?) *epiphytica*, ainsi que par DAWSON et NEUSHUL (1966) en Californie, dans des thalles rappelant l'espèce de BAARDSETH et que ces auteurs nomment *H. zonalis*. BAARDSETH écrit à ce sujet : «the plants showed two distinct horizontal layers of tetrasporangia, which originally probably were superficial, but had become overgrown later by the underlying tissue before they had been liberated. The plants have thus probably a periodic production of tetra-

Source : MNHN, Paris

spores». Mes observations me font adopter cette même hypothèse : les tétrasporocystes qui sont restés inclus dans le thalle sont décolorés, comme le signalent DAWSON et NEUSHUL pour leur *H. zonalis*, et même souvent nécrosés, en particulier ceux qui appartiennent aux couches les plus profondes donc les plus âgées, les filaments qui ont produit des tétrasporocystes, plus ou moins mûrs, ne poursuivent plus leur croissance; par contre j'ai observé, occupant le même niveau et situées entre les tétrasporocystes à tétraspores non émises, des cellules volumineuses qui avaient poursuivi leur croissance; il se pourrait que ces grosses cellules soient des cellules-mères de tétrasporocystes qui n'auraient subi qu'une différenciation partielle au moment de la période de fructification, c'est-à-dire quand elles étaient dans la zone superficielle du thalle; ces cellules auraient conservé la possibilité de poursuivre leur croissance végétative (Pl. I, A-B-C; Pl. II, 5).

LE *SCHIZYMENIA DUBYI* DANS LA NATURE

Cette espèce est connue sur les côtes atlantiques depuis le nord de la Grande-Bretagne (*Kallymenia dubyi* Harvey, 1846-51; BATTERS, 1902; RUSSELL, 1968; WATLING *et al.*, 1970, NORTON *et al.*, 1971; IRVINE *et al.*, 1972) jusqu'à Mogador au Maroc (P. DANGEARD, 1949). Entre ces deux régions elle a été signalée dans de nombreuses localités, en France (*Halymenia dubyi* Duby ex Chauvin, 1830; CROUAN, 1867, SAUVAGEAU, 1897; *Turnerella atlantica* Kylin, 1930, FELDMANN et LAMI, 1941; LAMI, 1943; FELDMANN, 1954; LANCELOT, 1961; VAN DEN HOEK et DONZE, 1966; BOUXIN et DIZERBO, 1971; DIZERBO et FLOC'H, 1971), en Espagne-Atlantique (SAUVAGEAU, 1897; HAMEL, 1928; MIRANDA, 1931; ARDRÉ, 1957; SEOANE, 1957 DONZE, 1968), au Portugal (ARDRÉ, 1970), à Tanger (BORNET, 1892), aux Açores (*S. obovata* J. Ag. et *S. undulata* J. Ag., TRELEASE, 1897; SCHMIDT 1931). Elle semble moins fréquente en Méditerranée où elle a cependant été signalée en Espagne (*Nemastoma minor* J. Agardh, 1842), en Algérie (*Iridaea montagnei* Bory, MONTAGNE, 1849-50), en Italie et en Sicile (ARDISSONE 1883, FUNK, 1955; FURNARI et SCAMMACA, 1970). L'entité connue au Japon sous le nom de *S. dubyi* doit en réalité être rapportée au *Schizymenia pacifica* Kylin selon ABBOTT (1967).

Le *S. dubyi* n'est connu dans la nature à l'état fertile que par des thalles portant des carpogones et des carpospores, les tétrasporocystes n'ont jamais été signalés (HARVEY, 1846-51; MONTAGNE, 1849-50; KYLIN, 1930; CHEMIN, 1930; GAYRAL, 1966), à l'exception de la figure de tétrasporocystes zonés donnée par NEWTON (1931), cas qui n'a jamais été confirmé et qui, par conséquent, paraît douteux.

D'après des observations faites au Portugal et sur la côte basque, les frondes du *S. dubyi* émergent de thalles encroûtants parfois confluents, de couleur rouge sombre, adhérant fermement aux rochers, et pouvant atteindre plusieurs centimètres de diamètre; ces croûtes sont parfois masquées par des épiphytes. Plusieurs frondes naissent fréquemment côte à côte sur un même disque, ce qui est

Source : MNHN, Paris

particulièrement évident quand les frondes sont jeunes (en septembre-octobre, au Portugal et sur la côte basque). Il semble que ce disque basal n'ait été remarqué jusqu'alors dans la nature que par CHEMIN (1937).

Des sections verticales ont été pratiquées à travers la base des frondes dressées et de la croûte qui les porte dans des échantillons formolés à 5%, récoltés sur la côte basque, ainsi que dans de nombreux spécimens d'herbier de différentes provenances (Cherbourg, Brest, côte basque, Espagne-Atlantique, Portugal, Açores, Tanger, Alger, Sicile). Ces thalles sont des gamétophytes femelles porteurs de cystocarpes, à l'exception de deux d'entre eux : l'un a été récolté à Alger, probablement par BORY («*Halymenia Montagnei* Bory, Alger, Pointe Pescade, avril et mai 1840»; Herb. Gén.), l'autre à Viana do Castelo (24.3.63, leg. Ardré; Herb. Gén.). Ces frondes présentent en effet des plages claires sur les deux faces, dans des parties relativement jeunes; les cellules corticales portent une à trois petites cellules de 3 à 5 μm de diamètre qui ne peuvent être interprétées que comme des spermatocystes, bien que l'émission des spermaties n'ait bien entendu pu être observée (Pl. II, 6). Les sections verticales de tous ces spécimens montrent que l'organisation, la structure, les dimensions des cellules des thalles rampants sont semblables à celles de l'*Haematocelis rubens*, et n'en diffèrent que par l'absence de tétrasporocystes, présents chez chez l'*Haematocelis* quand celui-ci est fertile. Dans le secteur sous-jacent à la fronde dressée, les files cellulaires du thalle rampant se continuent par celles de la fronde dressée (Pl. II, 3-4). A cela s'ajoute la présence de tétrasporocystes zonés dans deux spécimens : l'un provient de Tanger («*Platoma laciniata* sp. nov. Cap Spartel, janv. 1826», Plantae Maroccanae ex Herb. Schousboe; Herb. Thuret), l'autre du Portugal (Viana, 24.3.63, leg. Ardré, Herb. Gén.). Ces tétrasporocystes s'observent dans la croûte basale, non seulement dans le secteur contigu à celui d'où émergent les filaments de la fronde dressée, mais aussi dans celui qui est sous-jacent à ces filaments (Pl. III, 7 à 10); l'éventualité de thalles rampants coalescents et d'origines diverses doit donc être écartée. De plus, dans l'exemplaire du Portugal, des tétrasporocystes répartis sur deux ou trois zones superposées sont visibles. Les tétrasporocystes ne paraissent pas participer à l'élaboration de la fronde dressée.

En résumé, le *Schizymenia dubyi* ne se rencontre pas dans la nature seulement sous forme de lames foliacées représentant le gamétophyte (porteur de carposporophytes); elles naissent d'un thalle rampant de type *Haematocelis* porteur parfois de tétrasporocystes zonés.

L'aire de répartition de l'*Haematocelis* et celle du *Schizymenia* ne se recouvrent pas totalement; en particulier l'*Haematocelis* n'a jamais été signalé en Méditerranée. Il est possible qu'il soit passé inaperçu, ou bien qu'il ait été décrit sous un autre nom.

DISCUSSION

De ces constations il apparaît que l'implication, dans le cycle du *Sch. dubyi*,

Source : MNHN, Paris

d'un thalle rampant tétrasporophytique, connu sous le nom d'*Haematocelis rubens*, est vraisemblable. Cette conclusion ne constitue nullement une critique des observations de CODOMIER. Quand les tétrasporocystes sont présents dans la zone superficielle, ils sont visibles en vue apicale, même à la loupe; on peut admettre que si cet auteur ne les a pas discernés dans ses cultures, c'est qu'ils n'existaient pas. Ceci ne me paraît pas contradictoire avec les hypothèses qui peuvent être proposées pour tenter d'élucider le cycle de développement du *S. dubyi*.

Ne disposant pas d'indications sur la caryologie, ni même de données complètes sur la succession morphologique des générations, ce n'est qu'en comparant le cas du *S. dubyi* avec celui d'autres espèces déjà étudiées, et en raisonnant par analogie que l'on peut, dans l'état actuel de nos connaissances, proposer une hypothèse relative à cette espèce. Examinons les différentes hypothèses possibles.

1) Tout d'abord on peut penser que la méiose intervient non pas dans des tétrasporocystes mais dans une cellule apicale des filaments dressés du thalle rampant, aboutissant à la formation de la fronde dressée. Ceci correspondrait au type de cycle du *Lemanea* (MAGNE, 1972). Cette hypothèse paraît peu vraisemblable car il faudrait supposer que dans un même secteur du thalle rampant de type *Haematocelis*, il pourrait y avoir, à la fois, «somatoméiose» et formation de tétrasporocystes.

2) On peut supposer ensuite que la fécondation intervient obligatoirement ou facultativement selon les populations, la phase tétrasporophytique étant sautée quand elle n'a pas lieu. C'est le type de cycle des espèces de *Gigartina* du sous-genre *Mastocarpus*, selon WEST et POLANSHEK (*o. c.*).

Au cas où les gamétophytes mâles fertiles du *S. dubyi* existeraient et seraient plus fréquents qu'il n'y paraît jusqu'à ce jour, deux propositions pourraient être faites : les spermaties seraient fonctionnelles ou non. Dans le premier cas l'alternance de générations et de phases entre gamétophyte et tétrasporophyte interviendrait; en ce qui concerne les observations de CODOMIER cette hypothèse n'est pas satisfaisante, mais elle ne peut être écartée car il est possible que ce type de cycle se rencontre dans certaines populations, au Portugal, par exemple, où le tétrasporophyte (porteur de tétrasporocystes), semble fréquent (ARDRÉ, 1970). Dans le second cas, le gamétophyte aurait un cycle autonome apogamique et apoméiotique, ce qui s'accorde au type de cycle du *G. stellata* selon CHEN *et al.* (1974). Ce type de cycle pourrait peut-être intervenir dans certaines populations. Aucun caractère morphologique ni anatomique ne permettant de distinguer les thalles rampants tétrasporophytiques ou gamétophytiques de type *Haematocelis* quand ils sont stériles, il est difficile de les rapporter à l'une ou l'autre des générations. Cependant il apparaît que dans certaines régions les thalles de type *Haematocelis* porteurs de tétrasporocystes sont rares ils n'ont pas été observés à Roscoff (FELDMANN, 1954); dans les nombreuses récoltes de thalles de type *Haematocelis* que j'ai faites en octobre sur la côte basque, un seul présentait des tétrasporocystes. Il est vrai que les collections d'algues sont réalisées le plus souvent pendant les mois d'été; elles ne nous procurent donc que des informations partielles sur leur phénologie.

Source : MNHN, Paris

3) Une dernière hypothèse peut encore être formulée : le cycle est entièrement apomictique mais il peut y avoir une alternance morphologique des générations sporophytique-gamétophytique, ce qui implique que les noyaux de chaque génération ont toutes les potentialités. C'est l'hypothèse proposée par CHEN *et al.* (1974) pour expliquer certains des résultats obtenus par WEST et POLANSHEK (*o. c.*). Cette proposition est susceptible de ne plus rendre contradictoire les diverses potentialités qui semblent parfois se manifester chez le *Schizymenia.* Les thalles de type *Haematocelis* résulteraient,dans certains cas,de la germination de tétraspores ou de carpospores; ils pourraient produire soit des tétrasporocystes, soit des frondes dressées sexuées, soit, à la fois, des tétrasporocystes et des frondes dressées.

Le cas célèbre d'une autre Némastomacée, le *Platoma bairdii* (Farl.) Kuck. étudié par KUCKUCK (1912) pourrait laisser présumer un type de cycle analogue. Cet auteur a récolté des frondes sexuées femelles avec cystocarpes, d'autres avec à la fois des tétrasporocystes et des cystocarpes; aucun thalle mâle n'a été rencontré. Les frondes émergent de thalles rampants qui peuvent eux-mêmes présenter des tétrasporocystes. Bien que, là aussi, la caryologie ne soit pas connue, on a supposé qu'il y avait parthénogenèse (DREW, 1944). Contrairement au *S. dubyi* chez lequel seul le thalle rampant est apte à produire des tétrasporocystes, chez *Platoma* ils peuvent naître aussi sur la fronde dressée.

L'*Ahnfeltia plicata* pourrait aussi présenter un tel type de cycle apogamique, dans le cas où la fronde dressée émerge d'un thalle discoïde porteur de tétrasporocystes (FARNHAM et FLETCHER, 1976).

Des différentes hypothèses proposées pour tenter d'élucider le cycle du *Schizymenia dubyi*, les deux dernières semblent pouvoir être retenues. Seules des études écologiques sur le terrain, et des cultures expérimentales et des études caryologiques entreprises à partir de différentes populations de *S. dubyi* et d'*Haematocelis* pourront apporter une solution.

D'autres espèces du g. *Schizymenia*, pour lequel KYLIN (1956) indique que les sporocystes sont inconnus, peuvent-elles comporter, elles aussi, un tétrasporophyte encroûtant dans leur cycle ?

La présence dans le Pacifique (Mexique et Californie) de l'*Haematocelis rubens* (DAWSON, 1953), de l'*H. zonalis* (DAWSON et NEUSHUL, 1966) et du *Schizymenia pacifica* Kylin (1930, 1932; DAWSON, 1961) aurait permis de l'envisager. Cependant, dans son étude des *Schizymenia* du Pacifique, ABBOTT (1967) décrit pour le *S. pacifica* des tétrasporophytes à tétrasporocystes cruciés, que ni KYLIN ni DAWSON n'avaient rencontrés, et qui sont aussi communs que les thalles à cystocarpes. De plus, parmi les autres espèces décrites, deux ont des tétrasporocystes cruciés (*S. dawsoni* Abbott, *S. borealis* Abbott), et une des tétrasporocystes zonés (*S. epiphytica* (Setch. et Lawson) Smith et Holl.). Ainsi, on peut se demander si l'implication d'un tétrasporophyte de type *Haematocelis* n'existe que chez la seule espèce *S. dubyi*, ou bien si les autres espèces, ou certaines générations de celles-ci, sont bien à rapporter au g. *Schizymenia*. Des recherches approfondies seraient donc intéressantes à reprendre non seulement chez

Source MNHN, Paris

le *S. dubyi*, mais aussi chez les autres espèces rapportées à ce genre.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABBOTT, I. A., 1967 — Studies in the foliose red algae of the Pacific coast. II. *Schizymenia*. *Bull. So. Calif. Acad. Sci.* 66 : 161-174, 11 fig.

AGARDH, J. G., 1842 — *Algae maris Mediterranei et Adriatici. Parisiis* : X + 164 p.

AGARDH, J. G., 1851 — *Species genera et ordines algarum*. Lund 2 (2 : 1) : 1-505.

ARDISSONE, F., 1883 — Phycologia mediterranea. *Mem. Soc. Critt. Italiana* 1 : 516 p.

ARDRÉ, F., 1957 — Florule hivernale de la Ria de Vigo. *Rev. Algol.* 3 : 135-146, 3 fig.

ARDRÉ, F., 1961 — Algues marines rares ou nouvelles pour la côte basque française. *Bull. C.E.R.S. Biarritz* 3 : 495-504, 13 fig.

ARDRÉ, F., 1970 — Contribution à l'étude des algues marines du Portugal. I. La flore. *Portugaliae acta biologica* (B), 10 : 137-560, 56 pl.

BAARDSETH, E., 1941 — The marine algae of Tristan da Cunha. Norwegian Sc. exped. to Tristan da Cunha 1937-1938. Oslo, 9 : 173 p.

BATTERS, E. A. L., 1889 — A list of the Marine Algae of Berwick on Tweed. *Proc. Berwick nat. club.* 12 : 221-392, 3 pl.

BATTERS, E. A. L., 1902 — A catalogue of the British marine Algae. *J. Bot.* 40, Suppl. : 107 p.

BOILLOT, A., 1965 — Sur l'alternance de générations hétéromorphes d'une Rhodophycée, *Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kützing (Gigartinales, Furcellariacées). *C. R. Acad. Sc. Paris* 261 : 4191-4193.

BOILLOT, A., 1972 — Le cycle de l'*Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kützing (Rhodophycée, Gigartinale). *Soc. Bot. Fr. Mémoires* : 275-292, 6 fig., 1 pl.

BORNET, E., 1892 — Les algues de P. K. A. SCHOUSBOE récoltées au Maroc et dans la Méditerranée de 1815 à 1829. *Mém. Soc. nationale sc. nat. et math. de Cherbourg* 28 : 165-376, 3 pl.

BOUXIN, H. & DIZERBO, A. H., 1971 — Les Algues de l'archipel des Glénan (Finistère). *Bot. Rhedonica* A, 10 : 199-226.

CHEMIN, E., 1930 — Les cellules glandulaires dans les genres *Schizymenia* et *Turnerella*. *Bull. Soc. Bot. France* 77 : 642-653.

CHEMIN, E., 1937 — Le développement des spores chez les Rhodophycées. *Rev. gén. Bot.* 49 : 205-364, 95 fig., 4 pl.

CHEN, L. C. M., EDELSTEIN, T. & McLACHLAN, J., 1974 — The life history of *Gigartina stellata* (Stackh.) Batt. (Rhodophyceae, Gigartinales) in culture. *Phycologia* 13 : 287-294, 14 fig.

CODOMIER, L., 1972 — Sur le cycle du *Neurocolon reniforme* (P. et R.) Zanardini (Rhodophycée, Gigartinale). *Soc. Bot. Fr., Mémoires* : 293-310, 12 fig.

CODOMIER, L., 1974 — On the development of a foliose rhodophyte, *Schizymenia dubyi* J. Ag. *VIIIe Intern. Seaweed Symposium Bangor* 17-24.8.1974 (Abstract).

CROUAN, P. L. & H. M., 1858 — Note sur quelques Algues marines nouvelles de la rade de Brest. *Ann. Sc. nat.* 4e série, 9, 1 : 1-7, 3 pl.

CROUAN, P. L. & H. M., 1867 — Florule du Finistère. Brest : 262 p., 32 pl.

Source : MNHN, Paris

DANGEARD, P., 1949 — Les Algues marines de la côte occidentale du Maroc. *Le Botan.* 34 : 89-189, 19 fig.

DAWSON, E. Y., 1953 — Marine red algae of Pacific Mexico, Part. I. *Allan Hancock Pacific Exped.* 17 (1) : 1-171, 33 pl.

DAWSON, E. Y., 1961 — Marine red algae of Pacific Mexico, Part. IV. *Pacific nat.* 2 : 191-280, 63 pl.

DAWSON, E. Y. & NEUSHUL, M., 1966 — New records of marine algae from Anacapa Island, California. *Nov. Hedw.* 12 : 173-187, 3 pl.

DENIZOT, M., 1968 — Les algues floridées encroûtantes (à l'exception des Corallinacées). Paris : 310 p., 227 fig.

DIZERBO, A. H. & FLOC'H J. Y., 1971 — Excursion de Bretagne (Brest, 17-22 août 1970). *Bull. Soc. Phycol. Fr.* 16 : 82-88.

DIXON, P. S., 1963 — The Rhodophyta : some aspects of their biology. *Oceanogr. mar. biol. a. Rev.* 1 : 177-196.

DONZE, M., 1968 — The algal vegetation of the Ria de Arosa (N. W. Spain). *Blumea* 16 : 159-192.

DREW, K. M., 1944 — Nuclear and somatic phases in the Florideae. *Biol. Rev.* 19 : 105-120.

DUBY, J. E., 1830 — Botanicon gallicum, II. *Parisiis* : XLVIII + 1068 p.

FARNHAM, W. F. & FLETCHER, R. L., 1976 — The occurence of a *Porphyrodiscus simulans* Batt. phase in the life history of *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries. *Br. phycol. J.* 11 : 183-190, 10 fig.

FELDMANN, J., 1954 — Inventaire de la flore marine de Roscoff. Algues, Champignons, Lichens et Spermatophytes. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, Suppl. 6 : 152 p.

FELDMANN, J. & LAMI, R., 1941 — Flore et végétation marines de la côte basque française. *Bull. Soc. Bot. France* 88 : 123-142.

FUNK, G., 1955 — Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen von Neapel. *Publ. Staz. Zool. Napol.* 7, Suppl. : 178 p., 30 pl.

FURNARI, G. & SCAMMACA, B., 1970 — Flora algale dell'isola Lachea (Golfo di Catania). *Giorn. Bot. Ital.* 104, 3 : 137-164, 29 fig.

GAYRAL, P., 1966 — Les algues des côtes françaises (Manche et Atlantique). Paris : 632 p., 73 fig., 193 pl.

HAMEL, G., 1928 — Les algues de Vigo. *Rev. Algol.* 4 : 81-95.

HARVEY, H. W., 1846-1851 — Phycologia Britannica. London.

HOEK, C. Van Den & DONZE, M., 1966 — The algal vegetation of the rocky côte basque. *Bull. C.E.R.S. Biarritz* 6 : 289-319.

IRVINE, D. E. G., SMITH, R. M., TITTLEY, I., FLETCHER, R. L. & FARNHAM, W. F., 1972 — A survey of the marine algae of Lundy. *Br. phycol. J.* 7 : 119-135.

KIM, D. H., 1976 — A study of the development of cystocarps and tetrasporangial sori in Gigartinaceae (Rhodophyta, Gigartinales). *Nov. Hedw.* 27 : 1-94, 237 fig.

KUCKUCK, P., 1912 — Ueber *Platoma Bairdii* (Farl.) Kück. *Wiss. Meeresunters. Helgoland. N. F.* 5 : 187-208, 17 fig., 3 pl.

KYLIN, H., 1930 — Ueber die Entwicklungsgeschichte der Florideen. *Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd. 2,* 26, 6 : 5-104, 56 fig.

KYLIN, H., 1932 — Die Florideenordnung Gigartinales. *Ibid.* 28, 8 : 5-88, 28 pl., 22 fig.

KYLIN, H., 1956 — Die Gattungen der Rhodophyceen. Lund : XV + 673 p., 458 fig.

LAMI, R., 1943 — Dragages algologiques dans la région de Paimpol et du Trieux. *Bull.*

Source : MNHN, Paris

Lab. mar. Dinard 25 : 19-25.

LANCELOT, A., 1961 — Recherches biologiques et océanographiques sur les végétaux marins des côtes françaises entre la Loire et la Gironde. *Rev. Algol.*, Mem. hors série, 2 : 210 p.

MAGNE: F., 1961a — Sur le cycle cytologique du *Nemalion helminthoides* (Velley) Batters. *C. R. Acad. Sc. Paris* 252 : 157-159.

MAGNE, F., 1961b — Sur la caryologie de deux Rhodophycées considérées jusqu'ici comme à cycle cytologique entièrement haplophasique. *Ibid.* : 4023-4024.

MAGNE, F., 1964 — Les Rhodophycées à cycle haplophasique existent-elles ? *C. R. IVe Congrès Int. des Algues marines, Biarritz 1961* : 112-116.

MAGNE, F., 1972 — Le cycle de développement des Rhodophycées et son évolution. *Soc. Bot. Fr. Mémoires* : 247-268, 18 fig.

MAYHOUB, H., 1975 — Nouvelles observations sur le cycle de développement du *Calosiphonia vermicularis* (J. Ag.) Sch. (Rhodophycée, Gigartinale). *C. R. Acad. Sc. Paris* 280 : 2441-2443, 3 fig.

MIRANDA, F., 1931 — Sobre las algas y cianoficeas del Cantabrico, especialmente de Gijon. *Trab. Mus. Nat. Cienc. Nat.*, sér. *Bot.* 25 : 1-106, 17 fig.

MONTAGNE, C., 1849-1850 — Flore d'Algérie. Phyceae *in* Bory de Saint-Vincent et Durieu de Maisonneuve, Exploration scientifique de l'Algérie. Botanique. Paris : 197 p., 16 pl.

NEWTON, L., 1931 — A handbook of the British seaweeds. London : 478 p., 270 fig.

NORTON, T. A., 1970 — The marine algae of County Wexford, Ireland. *Br. Phycol. J.* 5 : 257-266.

NORTON, T. A., EBLING, F. J. & KITCHING, J. A., 1971 — Light and the distribution of organisms in a sea cave. *Fourth europ. Mar. Biol. Sympos. Cambridge* : 409-432.

PARKE, M. & DIXON, P. S., 1968 — Check-list of British marine algae, second revision *J. mar. biol. Ass. U. K.* 48 : 783-832.

POLANSHEK, A. R. & WEST, J. A., 1975 — Culture and hybridization studies on *Petrocelis* (Rhodophyta) from Alaska and California. *J. Phycol.* 11 : 434-439, 13 fig.

RUSSEL, G., 1968 — List of marine algae from the isles of Scilly. *Br. Phycol. J.* 7 : 119-135.

SAUVAGEAU, C., 1897 — Note préliminaire sur les algues marines du Golfe de Gascogne. *J. de Bot.* 11 : 166-230, 6 fig.

SCHMIDT, O. C., 1931 — Die marine Vegetation der Azoren in ihren Grundzügen dar gestellt. *Bibliot. Bot.* 102 : 1-116, 104 fig, 10 pl.

SEOANE-CAMBA, J., 1957 — Algas superiores de las rias bajas gallegas. *Inv. Pesqu.* 8 : 15-28.

SOUTH, G. R., HOOPER, R. G. & IRVINE, L. M., 1972 — The life history of *Turnerella pennyi* (Harv.) Schmitz. *Br. Phycol. J.* 7 : 221-233, 13 fig.

TRELEASE, W., 1897 — Botanical observations on the Azores. *Ann. Rep. Michig. bot. Gard.* 8 : 77-220, 55 pl.

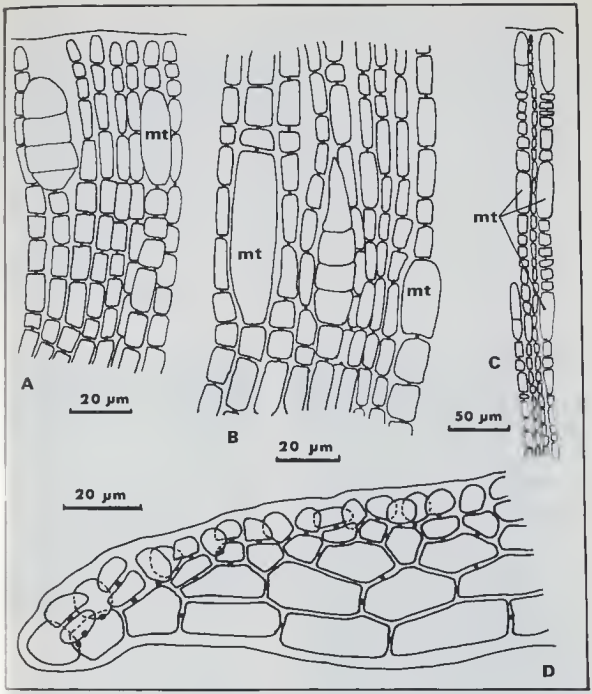
WALTING, R., IRVINE, L. M. & NORTON, T. A., 1970 — The marine algae of St Kilda. *Trans. Bot. Soc. Edinb.* 41 : 31-42.

WEST, J. A., 1972 — The life history of *Petrocelis franciscana. Br. Phycol. J.* 7 : 299-308, 20 fig.

WEST, J. A. & POLANSHEK, A. R., 1972 — A *Gigartina* species with a crustose tetrasporophyte. *J. Phycol.* 8, suppl. : 11.

WEST, J. A. & POLANSHEK, A. R., 1975 — Culture studies on *Petrocelis cruenta* and *Gigartina stellata* (Rhodophyta) from the north Atlantic. *J. Phycol.* 11, suppl. : 17.

Source : MNHN, Paris

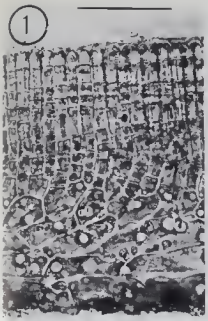


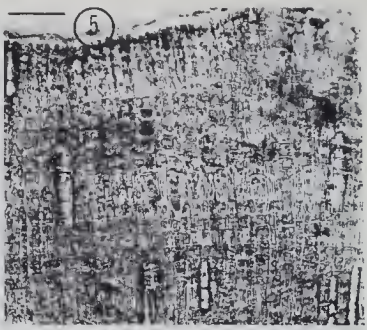
Pl. I. — A à C : *Haematocelis rubens*; A : partie supérieure d'un thalle vu en coupe, avec un tétrasporocyste et une cellule-mère de tétrasporocyste (mt) (Viana do Castelo, 24.3.63); B et C : coupes d'un thalle à quatre zones horizontales de tétrasporocystes ou de cellules-mères de tétrasporocystes (Montedor, 25.3.63); B : portion du thalle au niveau de la deuxième zone à partir de la face supérieure; C : partie supérieure du thalle présentant trois zones successives. D : thalle rampant stérile (gamétophytique ou tétrasporophytique ?) de type *Haematocelis* (Biarritz, 6.10.75); coupe transversale radiale au niveau du méristème marginal. (A à C, d'après ARDRÉ, 1970).

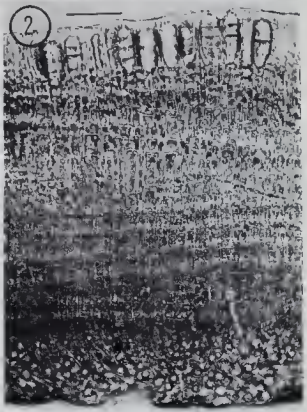
Source MNHN Paris

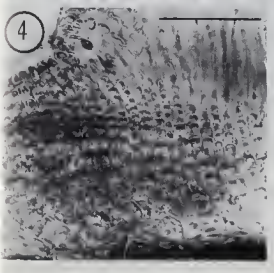
Pl. II. — 1 et 2 : *Haematocelis rubens* (Hendaye, 24.10.76); coupes sensiblement transversales radiales, 1 : dans un secteur ne présentant pas de tétrasporocystes, 2 : dans un secteur avec tétrasporocystes. 3 et 4 : thalle rampant de type *Haematocelis* d'où émergent de jeunes frondes du *Schizymenia dubyi* (Biarritz, 22.10.76); coupes transversales. 3 : dans un secteur contigu à celui d'où émerge une fronde dressée, 4 : dans un secteur sous-jacent à une fronde dressée. 5 : *Haematocelis rubens* (Montedor, 25.3.63); coupe transversale présentant trois zones de tétrasporocystes ou de cellules-mères de tétrasporocystes. 6 : *Schizymenia dubyi* (Viana do Castelo, 24.3.63; Herb. Gén.); coupe transversale d'une fronde présentant des spermatocystes (?). Chaque échelle correspond à 50μm.

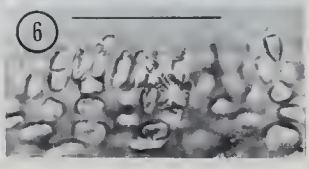
Source : MNHN, Paris



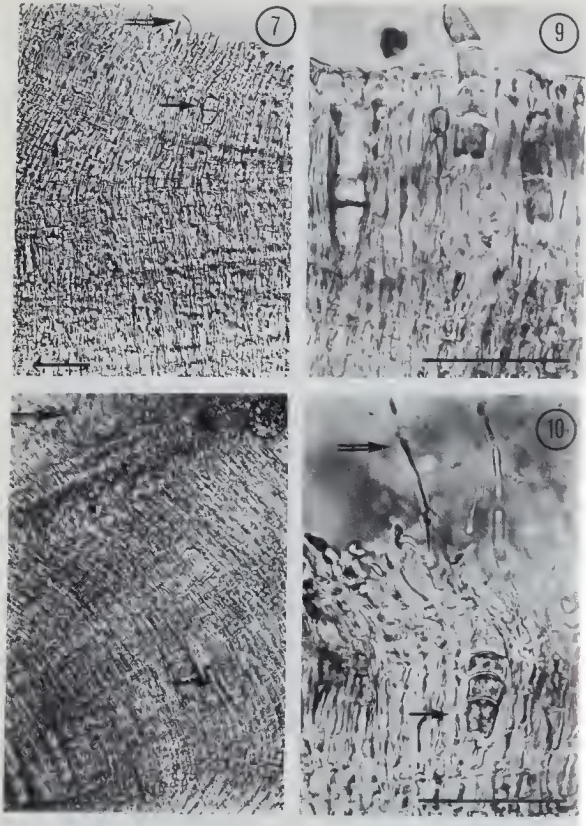








Source : MNHN, Paris



Pl. III. 7 à 10 : thalles rampants de type *Haematocelis* portant chacun une fronde du *Schizymenia dubyi*. 7 et 8 : (Viana do Castelo, 24.3.63; Herb. Thuj.) coupes transversales dans un secteur sous-jacent à la fronde dressée. 9 et 10 : (*Platoma laciniata* sp. nov., Cap Spartel, janv. 1826; Herb. Gén.) coupes transversales, 9 : dans un secteur contigu à celui d'où émerge la fronde dressée, 10 : dans un secteur sous-jacent à la fronde dressée. Les flèches simples indiquent l'emplacement des tétrasporocystes, les flèches doubles celui des filaments de la fronde dressée. Chaque échelle correspond à 50 μm.

Source : MNHN, Paris

QUELQUES OBSERVATIONS NOUVELLES SUR LE CYCLE DE REPRODUCTION DU *CUTLERIA ADSPERSA* (MERT.) DE NOTARIS (PHÉOPHYCÉES, CUTLÉRIALES) DES COTES FRANÇAISES *

Bernadette CARAM *

RÉSUMÉ. — L'étude de la reproduction du *Cutleria adspersa* (Mert.) de Notaris (gamétophyte), réalisée en culture au laboratoire, sur des plantes originaires de la Méditerranée et de la Manche, permet de compléter les résultats fragmentaires obtenus antérieurement.

A partir des gamètes, il peut y avoir, soit fécondation, avec production d'*Aglaozonia* diploïdes (sporophytes) dont quelques uns sont devenus fertiles et ont porté des zoïdocystes uniloculaires, soit parthénogenèse femelle avec production d'*Aglaozonia* haploïdes dont certains ont engendré directement des filaments cutlériens porteurs de gamétocystes.

La nature haploïde ou diploïde de ces thalles est confirmée par une étude caryologique, réalisée pour la première fois dans cette espèce. Le nombre haploïde est de 25 chromosomes, le nombre diploïde de 50 chromosomes environ. Quelques stades de méiose ont également été observés dans les *Aglaozonia* diploïdes.

ABSTRACT. — The reproduction of *Cutleria adspersa* (Mert.) de Notaris was realized in culture with specimens collected in the mediterranean sea and in the Channel, and these results completed preliminary studies.

Gametes can give either a fecundation with the production of diploid *Aglaozonia* (sporophyts) some of which become fertile with unilocular zoidocysts, or female parthenogenesis with the production of haploid *Aglaozonia* some of which directly give cutlerian filaments bearing gametocysts.

The haploid or diploid condition of these thalli was confirmed by the first caryologic study of that species. The haploid number of chromosoms is 25 and the diploid number is about 50. Meiosis has been sometimes noticed in diploid *Aglaozonia*.

INTRODUCTION

Les genres *Zanardinia* et *Cutleria* constituent à eux seuls l'unique famille des Cutlériacées, dans l'ordre des Cutlériales. Ils sont d'habitat principalement méditerranéen, mais certaines formes remontent jusqu'en Norvège.

* Je suis particulièrement heureuse de dédier cet article à Monsieur le Professeur CHADEFAUD à l'occasion de son Jubilé scientifique, avec toute la reconnaissance que je lui dois pour ses conseils et ses encouragements constants dans ma carrière.

** Laboratoire de Protistologie marine, Station Zoologique, 06230 Villefranche sur Mer.

Rev. Algol., N. S., 1977, XII, 1-2 : 87-99.

Source : MNHN, Paris

C'est à partir des travaux de REINKE (1877) et FALKENBERG (1879) sur le cycle vital de ces deux genres que la notion d'alternance de générations chez les Phéophycées a commencé à s'affirmer. Ce cycle comporte deux types d'individus : un sporophyte et un gamétophyte. Chez le *Zanardinia*, les deux individus sont de forme semblable. Par contre, chez le *Cutleria*, qui est le gamétophyte, il existe un sporophyte morphologiquement différent décrit autrefois sous le nom d'*Aglaozonia* qu'on lui a conservé.

D'autres études vinrent, par la suite, confirmer ces premières observations. Toutefois elles concernaient davantage l'espèce C. *multifida* que l'espèce C. *adspersa*. Par la diversité des résultats obtenus, il apparaissait que le cycle des Cutlériales est très complexe. Dans un premier mémoire (1899), puis dans un deuxième (1931), SAUVAGEAU donne un aperçu complet des travaux faits jusqu'à ces dates.

Sur le C. *adspersa* il n'existe que deux études, faites en France par JANCZEWSKI (1883) et SAUVAGEAU (1899).

Le premier auteur fit des essais de fécondation entre les gamètes de plantes provenant d'Antibes (côte méditerranéenne). Il vit des figures de copulation, les gamètes mâles étant agglutinés sur les gamètes femelles, mais ne réussit pas à observer la plasmogamie. Toutefois il l'admet, du fait de la présence dans ses cultures d'oosphères à deux stigmas dont le développement a produit de jeunes *Aglaozonia* caractéristiques, du fait aussi que les oosphères non fécondées se sont toutes désagrégées.

Au contraire, SAUVAGEAU, malgré des essais répétés, n'a jamais constaté d'attraction sexuelle entre les gamètes du *C. adspersa* de Guéthary (côte basque). Mais les gamètes femelles ont, dans leur majorité, germé parthénogénétiquement en donnant des *Aglaozonia* semblables à ceux qu'avait obtenus JANCZEWSKI.

Pourtant le sex ratio des plantes de Guéthary, comme d'Antibes, est de 3-5 mâles pour 1 femelle. Aucune étude caryologique n'accompagnait ces observations, le seul travail de ce genre étant, jusqu'à présent, celui de YAMANOUCHI (1912) sur le *C. multifida*.

Une telle contradiction entre les résultats des deux auteurs correspondait bien aux variations déjà signalées dans le comportement des gamètes du *C. multifida*. L'absence de données caryologiques et de cohésion dans les résultats des cultures nous a incitée à reprendre le problème des Cutlériales. Cette note est un résumé de nos premières observations sur le *C. adspersa*.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les algues qui ont servi aux cultures ont été récoltées en plusieurs points de la Rade de Villefranche-sur-Mer (Côte d'Azur), à l'entrée de la Baie de Banyuls-sur-Mer et au Cap l'Abeille (côte du Roussillon), ainsi que dans des cuvettes exposées, découvrant à mi-marée, à Beg-an-Fry (côte du Finistère Nord). En Méditerranée, le *C. adspersa* apparaît de février à fin mai; il est généralement fertile à

Source : MNHN, Paris

partir de mars. Il atteint sa limite nord de distribution sur la côte bretonne où on le trouve fertile de juin à août. Si la proportion des sexes en Méditerranée est de 3-4 femelles pour 1 mâle, en moyenne, elle est de 5 femelles pour 1 mâle dans la Manche.

Des gamétophytes des deux sexes, entreposés à +13°C et à l'obscurité durant 2-3 heures, émettent abondamment leurs gamètes dès qu'ils sont exposés à la lumière (et de préférence au soleil).

Une partie des cultures a été maintenue à la lumière du jour, dans une chambre froide à +12°C avec, en supplément, des tubes fluorescents type «Blanc brillant, Lumière du jour», ce qui donnait au total un éclairement de 2700 lux. Une autre partie a été entreposée dans une armoire à température constante à 13°, sous un éclairement de 5-600 lux (mêmes tubes fluorescents). La photopériode était de 12 heures dans les deux cas. Les milieux de culture employés ont été la solution Erdschreiber enrichie de phosphates et nitrates, et le milieu de Provasoli.

Les fixations pour l'examen caryologique ont été faites sur les thalles des cultures, mais aussi sur les gamètes qui étaient à l'origine de celles-ci. Les fixateurs employés étaient principalement l'alcool-acétique (1/3) et, parfois, le mélange chromo-acétique à 1%. Les colorations à l'hématoxyline selon WITTMANN (1965) ont donné de bons résultats, cependant les meilleurs ont été obtenus avec la réaction nucléale de Feulgen, après hydrolyse à froid dans de l'HCl 5N.

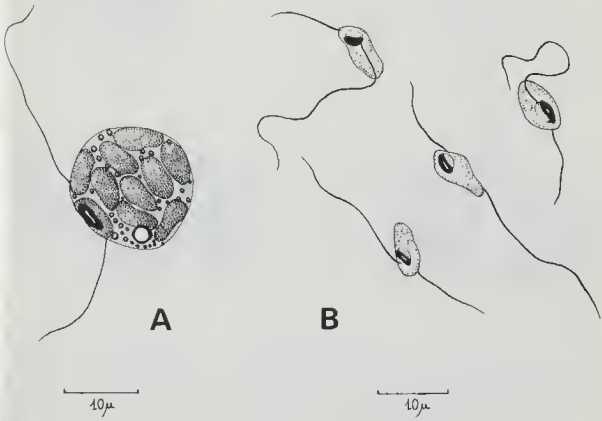


Fig. 1. — *Cutleria adspersa* — A : Gamètes mâles. — B : Gamète femelle.

Source MNHN, Paris

RÉSULTATS

Les spermatozoïdes de *C. adspersa* (fig. 1, A) mesurent 5μm de long et sont munis de deux flagelles inégaux, le postérieur étant le plus long. Au microscope photonique ils apparaissent assez hyalins à l'exception d'un volumineux stigma porté par un plaste peu apparent, et les physodes en sont absents (colorations *in vivo* au bleu de Crésyle). Leur structure ultra fine a été étudiée dans un article précédent (CARAM, 1975).

Les oosphères (fig. 1, B) mesurent 20 μm. Au contraire des gamètes mâles, elles contiennent une quarantaine de phéoplastes très colorés, ainsi que d'abondants physodes et globules lipidiques. A leur sortie du gamétocyste, elles por-

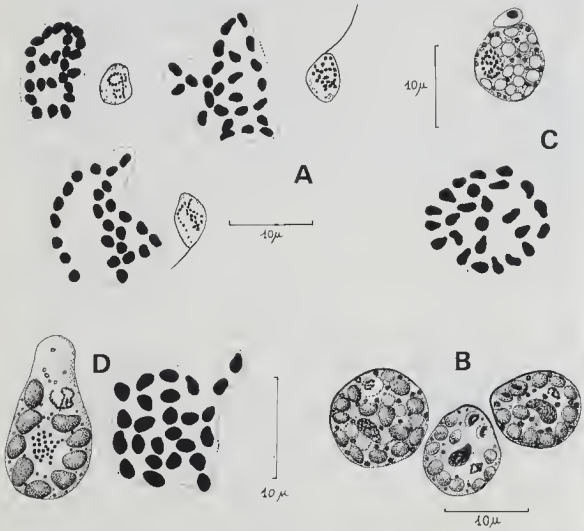


Fig. 2. — *Cutleria adspersa* — A : Gamètes mâles en division - stade de fin de prophase, montrant 25 chromosomes. — B : Oosphères fécondées. On aperçoit les noyaux mâle et femelle; celui du spermatozoïde est encore en division - Les deux stigmas sont également présents. — C : Mitose dans une oosphère non fécondée où sont visibles 25 chromosomes, nombre haploïde de l'espèce (cultures de Villefranche). — D : Un stade de prophase avancée dans une germination d'oosphère parthénogénétique, montrant 25 chromosomes (cultures de Villefranche et de Banyuls).

Source : MNHN, Paris

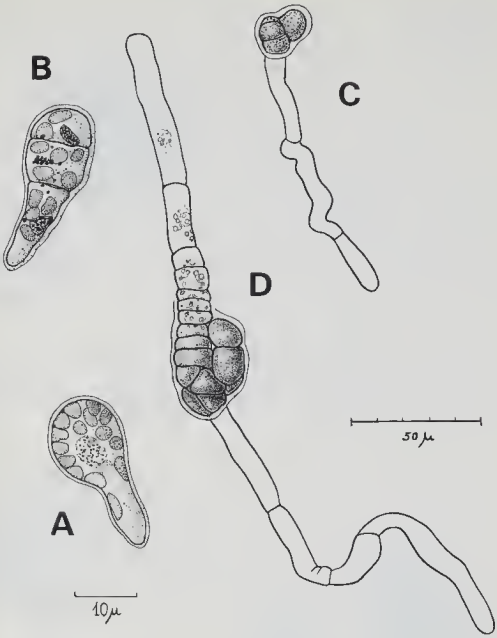


Fig. 3. — *Cutleria adspersa*. — A : Germination d'un zygote : un premier rhizoïde se développe au pôle inférieur. — B : Début du cloisonnement d'une oosphère. — C : Un rhizoïde achevé, émis par une oosphère. — D : Une oosphère ayant subi plusieurs divisions qui a produit un rhizoïde à un pôle et vient d'émettre un poil au pôle opposé.

tent deux flagelles d'inégale longueur qui les rendent mobiles durant un certain temps et, de ce fait, impropres à la fécondation.

Les uns comme les autres ont toujours montré un phototactisme positif.

Source MNHN Paris

La Fécondation

Dès leur émission les gamètes étaient prélevés à la pipette et mêlés sur une lame de culture. Ils peuvent nager plus ou moins longtemps : les mâles environ 4 heures, les femelles au maximum 2 heures.

Toutefois pendant la période où la maturité sexuelle est à son maximum, la nage des uns et des autres ne dure que peu de temps : le gamète femelle se pose alors sur le substrat après 15 ou 20 minutes, résorbe (ou perd) ses flagelles et se trouve rapidement entouré d'une nuée de gamètes mâles qui le contactent par leurs flagelles et le font tourner pendant un temps variable - aussi longtemps que 8-10 minutes, dans nos cultures - jusqu'au moment où l'un d'eux réussit à pénétrer*. Les autres alors se dispersent ou meurent agglutinés sur l'oosphère. Le laps de temps où la femelle est fécondable n'excède pas une demi-heure. La figure 2, C illustre ce phénomène : le spermatozoïde, arrivé trop tard, reste collé à la paroi d'une oosphère déjà entrée en division (n = 25 chromosomes). Comme l'avait signalé JANCZEWSKI (1883), l'immobilisation des oosphères est indispensable pour que la fécondation ait lieu et c'est seulement alors qu'elles deviennent véritablement des gamètes.

Lorsque les spermatozoïdes s'élancent vers les oosphères, leur noyau est en pleine division mitotique (fig. 2, A) et demeure ainsi, à l'intérieur de ces dernières, jusqu'à la caryogamie (fig. 2, B). Ce phénomène, encore inexpliqué, a été autrefois observé par YAMANOUCHI (1912) dans la fécondation du *C. multifida*.

Dans la demi-heure qui suit la fusion gamétique, un début de membrane se constitue à une extrémité du zygote (fig. 2, B) et puis l'entoure complètement. La figure 4, C représente un de ces zygotes à un stade de prophase avancée montrant 50 chromosomes. La germination commence 3 à 4 heures plus tard à un des pôles (où se sont accumulées auparavant des substances de réserve) par l'émission d'un tube qui donnera le premier rhizoïde (fig. 3, A); au pôle opposé la cellule va se cloisonner (fig. 3, B et C) dans toutes les directions et produire un poil terminal (fig. 3, D). Le massif cellulaire ainsi constitué sera la colonnette de l'*Aglaozonia* ou sporophyte.

Tous les thalles nés de zygotes ont donné des *Aglaozonia*. Celui de la fig. 7, B est encore peu développé, mais les 50 (+2) chromosomes dénombrés dans une cellule en division du poil démontrent sa nature diploïde. Celui de la fig. 5 est un sporophyte arrivé à maturité. En effet, sur une base rampante réduite s'est développée, en quatre mois, une colonnette massive qui a produit des sores de zoïdocystes uniloculaires (fig. 6). C'est la première fois qu'un *Aglaozonia* développé en culture devient fertile. Cela s'est produit à deux reprises, d'abord dans une série née de plantes récoltées à Villefranche (1973), puis dans une autre série issue de plantes provenant de Banyuls-sur-Mer (1975). Toutes avaient grandi dans l'enceinte à 12° et avaient reçu un éclairement de 700 lux au maximum.

* Les figures de fécondation chez les *Cutleria* sont trop connues pour que nous les reproduisions ici.

Source : MNHN, Paris

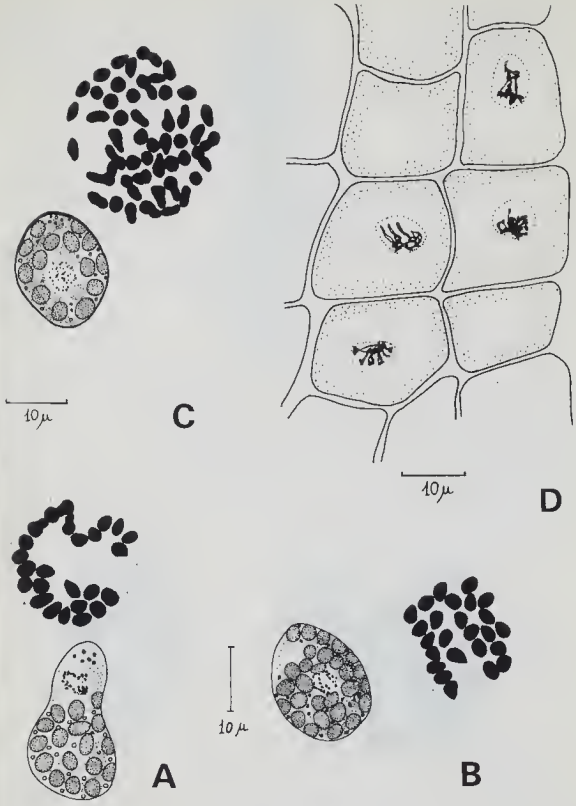


Fig. 4. — *Cutleria adspersa*. — A et B : Oosphères parthénogénétiques aux premiers stades de développement, montrant chacune le nombre haploïde de 25 chromosomes (cultures de Beg-an-Fry). — C : Un zygote avec un début de membrane. Stade de fin de prophase avec 50 chromosomes. — D : Quelques stades pachytènes observés dans des cellules-mères de zoïdocystes uniloculaires sur des *Aglaozonia* diploïdes de culture.

Source MNHN Paris

Fig. 5. – *Cutleria adspersa*. – Un *Aglaozonia*, âgé de 4 mois, issu de fécondation et devenu fertile en culture. Il porte quelques sores de zoïdocystes uniloculaires.

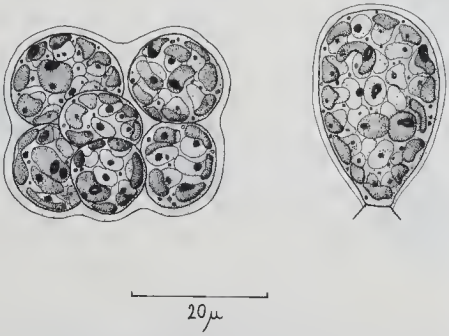


Fig. 6. – *Cutleria adspersa*. – Détail de la figure 5. Les zoïdocystes uniloculaires sur l'*Aglaozonia* sont encore immatures malgré la présence de quelques stigmas.

Source : MNHN, Paris

Beaucoup de ces thalles montraient des stades de méiose, tous synchrones, en plages plus ou moins étendues. Il s'agissait surtout de stades pachytène (fig. 4, D). Pour nous, ils apportent la preuve que ces thalles étaient diploïdes, parce que issus de fécondations, et que leurs zoïdes devaient être haploïdes. Malheureusement, il a été impossible d'observer ces zoïdes, les zoïdocystes n'ayant pu être menés jusqu'à la maturité dans les mêmes conditions de culture.

La Parthénogenèse

En l'absence de gamètes mâles, le comportement des gamètes femelles est différent : ils nagent plus longuement, mais au maximum pendant deux heures, s'immobilisent enfin, perdent leurs flagelles, s'arrondissent et sécrètent une membrane. Ils peuvent ainsi demeurer quiescents durant 24 ou même 48 heures. Alors seulement ils commencent à germer et montrent exactement la même polarité que les zygotes en produisant d'abord un rhizoïde puis, au pôle opposé, un poil terminal après s'être cloisonnés transversalement et longitudinalement un certain nombre de fois. Comme les zygotes aussi, ces jeunes plantes se sont transformées en *Aglaozonia* (fig. 7, A et C et fig. 8) dont aucun, dans nos cultures, n'est devenu fertile. Toutefois, un de ces *Aglaozonia* (fig. 7, A), réduit presque à sa lame rampante, a produit à l'extrémité d'une colonnette très peu développée un filament cutlérien porteur d'oogones encore immatures. Dans une cellule en division de ce filament 25 chromosomes peuvent être comptés. Ces formes étaient rares et celle-ci est la seule dans laquelle se trouvait un stade de prophase lisible. Mais il est vraisemblable que tous ces filaments cutlériens sont haploïdes, dans une même culture, et ont été engendrés directement par un *Aglaozonia* haploïde, puisque d'origine parthénogénétique. Dans une autre souche (Banyuls, 1973), d'origine parthénogénétique aussi, des *Cutleria* filamenteux se sont développés qui ne sont pas représentés ici parce que aucune de leurs cellules n'était en division. En outre, ils correspondent tout à fait aux dessins de KUCKUCK (1899) pour le *C. multifida* et à ceux de SAUVAGEAU (1899) pour le *C. adspersa*.

Les quelques numérations chromosomiques qui ont pu être faites dans les thalles d'origine parthénogénétique ont toujours donné le nombre haploïde de 25 chromosomes (fig. 2 C, D; fig. 4, A, B; fig. 7, A, C). Aucun nombre intermédiaire entre 25 et 50 n'a été, jusqu'à présent, découvert, permettant d'imaginer la possibilité d'une régulation chromosomique dans cette espèce.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Dans les cultures de JANCZEWSKI comme dans celles de SAUVAGEAU les gamètes du *C. adspersa* n'ont manifesté qu'une partie de leurs potentialités. Se comportant, dans un cas comme des gamètes fécondables (et vraisemblablement fécondés), dans l'autre cas comme des spores à développement direct, les gamètes femelles ont, toutefois, en se développant, toujours donné la forme sporophytique ou *Aglaozonia*.

Dans nos cultures, les deux tendances se sont manifestées parallèlement, à

Source MNHN, Paris

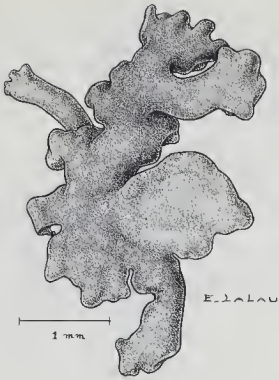


Fig. 8. — *Cutleria adspersa*. — Un *Aglaozonia*, d'origine parthénogénétique, âgé de 8 mois et resté stérile.

quelques exceptions près, à chaque essai. Les fécondations dûment observées et suivies ont produit, à deux reprises et dans un laps de temps assez court (2-4 mois), des sporophytes caractérisés, identiques aux formes aglaozoniennes jeunes qu'on trouve parfois en abondance sur les *Cutleria* adultes des stations naturelles, que SAUVAGEAU (1899, p. 315, 316) a figurées. Ils se distinguent par leur grande taille et l'aspect massif de leur colonnette, également par la vitesse de leur développement en culture.

Au contraire, les *Aglaozonia* qui se sont formés à partir d'oosphères parthénogénétiques ont donné, beaucoup plus lentement (8 mois à 1 an), des lames rampantes surtout, à colonnettes plus ou moins réduites (fig. 8). Il est difficile de spéculer sur de telles différences morphologiques, pourtant, dans nos cultures ces résultats ont été assez constants.

En outre, quelques numérations chromosomiques autorisent à affirmer que des *Aglaozonia* de la première forme sont diploïdes, leurs cellules en division montrant 50 chromosomes environ, et certains, appartenant à la deuxième forme, haploïdes avec 25 chromosomes.

De plus, les formes rampantes ont été souvent observées, dans les stations de récolte à Villefranche, à la base des *Cutleria*, ceux-ci s'étant visiblement développés directement dessus, alors qu'ils sont généralement fixés aux rochers par

Source : MNHN, Paris

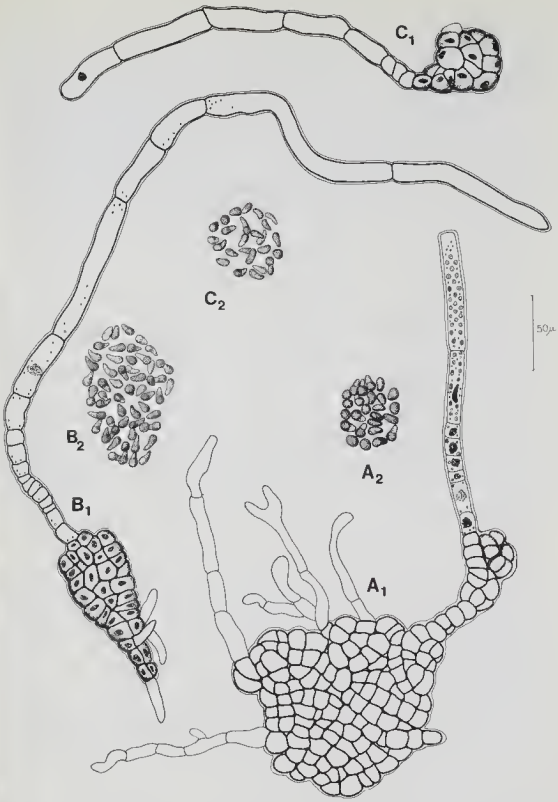


Fig. 7. – *Cutleria adspersa*. – A : Un *Aglaozonia* de culture (A_1) qui porte un filament cutlérien rudimentaire mais déjà pourvu d'oogones encore immatures. Une division nucléaire à la base du filament (25 chromosomes) indique sa nature haploïde (A_2). – B : Un *Aglaozonia* (B_1) né d'un zygote : 50 (+2) chromosomes dénombrés à un stade de prophase avancée (B_2). – C : Un *Aglaozonia* haploïde (C_1) d'origine parthénogénétique (25 chromosomes) (C_2).

Source : MNHN, Paris

un système rhizoïdien touffu. Malheureusement, aucun contrôle sur le plan nucléaire ne peut étayer ces observations. On sait la difficulté des études caryologiques chez les Algues, surtout dans des thalles adultes.

Il reste que les *Aglaozonia* diploïdes à l'origine sont les seuls à avoir produit des organes reproducteurs - et c'est la première fois que des zoïdocystes se développent sur des sporophytes de *Cutleria* nés en culture, que ce soit pour le *C. adspersa*, le *C. multifida* ou le *C. monoïca*. Encore une fois malheureusement leurs zoïdes ne sont pas arrivés à maturité. Il leur faudrait vraisemblablement un régime de température ou de lumière différent de celui qui avait permis de les amener à ce point : +12° C et 700 lux sont peut-être insuffisants pour la maturation des zoïdes.

Aucune des autres formes aglaozoniennes, haploïdes à l'origine, n'est devenue fertile, pas plus dans nos cultures que dans celles d'autres auteurs qui ont travaillé sur l'espèce *multifida*. Tous, THURET, CHURCH, SAUVAGEAU (voir SAUVAGEAU, 1899) de même que nous, n'ont obtenu, à partir de ces thalles, que des formes haploïdes : filaments et thalles cutlériens, ou supposées haploïdes : *Aglaozonia*, parfois producteurs de *Cutleria* (fig. 7, A), (SAUVAGEAU, 1931). Dans un travail plus récent, MUELLER (1974) donne le même résultat : des *Aglaozonia* toujours stériles à partir de la parthénogenèse femelle.

Il est évident qu'à la base de ces problèmes de morphologie : production de tel ou tel autre thalle, c'est celui du comportement des gamètes qui est déterminant. Peut-être que si les différents auteurs qui ont travaillé sur les *Cutleria* avaient précisé la date de leurs cultures et, surtout, les conditions du climat à ces périodes, nous aurions quelques données significatives. Ce n'est pas le cas et il faut se contenter encore d'approximations.

A ce propos, quelques observations ont été faites durant ces trois années de cultures de l'espèce en Méditerranée, qui peuvent laisser penser que le rôle de la lumière est déterminant, non seulement pour la maturité des gamètes, mais aussi pour l'accomplissement de la fécondation. En effet, il semble que la période d'activité sexuelle maximale soit limitée entre le 15 avril et le 15 mai, durant les années d'ensoleillement quotidien normal pour la Méditerranée, à une température allant de +10° C (Banyuls) à +13° C (Villefranche). C'est à ce moment que les gamètes se montrent véritablement actifs et qu'on peut constater (comme l'avait fait JANCZEWSKI) une mortalité générale des oosphères non fécondées. Tout se passe comme si, par un déterminisme génétique, le chimiotactisme (MUELLER, 1974) à la base de l'attraction des mâles par les femelles se manifestait de façon assez fugace chez un gamète encore primitif par ce caractère de zoospore que lui prêtent ses deux flagelles, et que ce chimiotactisme était, en plus, étroitement dépendant des conditions climatiques. Effectivement lors de printemps à majorité de jours gris et pluvieux, on attend vainement les fécondations, mais les parthénogenèses sont alors nombreuses. Un autre fait est flagrant dans le cycle du *Cutleria*, c'est la fréquence des développements parthénogénétiques au début de la saison (mars à mi-avril), puis à la fin de la saison (mi-mai à fin mai). Ensuite, les gamètes, même s'ils sont émis abondamment, ont un comportement tout à fait indifférent et, dans leur ensemble, se désagrègent après 1 ou 2 heures.

Source : MNHN, Paris

Ainsi s'expliquerait que le *C. multifida*, dont le cycle est aussi complexe que celui du *C. adspersa* mais qui remonte jusqu'en Norvège, n'existe plus, à partir du nord de la Manche, que sous sa forme asexuée d'*Aglaozonia* se reproduisant toujours par les zoïdes de ses zoïdocystes uniloculaires. Le *C. adspersa* ne va pas au-delà de la côte sud de la Manche (Finistère) où l'ensoleillement des cuvettes très exposées qu'il habite lui permet d'exister. Sa période de maturité sexuelle est juin-juillet. L'été 1976 a été particulièrement ensoleillé en Bretagne et le comportement des gamètes de gamétocystes récoltés là-bas a été identique à celui des gamètes d'individus méditerranéens, en dépit d'un sex ratio très différent : 5 femelles pour 1 mâle. Il serait intéressant de suivre ce cycle dans des conditions de lumière défavorables. Il est certain de toute façon, que seules de nouvelles études selon des programmes d'éclairement étroitement contrôlés, pourront nous apporter la clef du cycle vital des *Cutleria*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CARAM, B., 1975 — Aspects ultrastructuraux de la spermatogenèse chez le *Cutleria adspersa* (Phéophycées, Cutériales) de la côte méditerranéenne française. *C. R. Acad. Sc. Paris*, Sér. D. 281 : 1089-1092.

FALKENBERG, P., 1879 — Die Befruchtung und der Generationswechsel von *Cutleria*. *Mitt. Zool. Stat. Neapel* 1 : 420-447.

JANCZEWSKI, Ed. de, 1883 — Sur la fécondation du *Cutleria adspersa* et les affinités des Cutériées. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, Sér. 6, 16 : 210-228.

KUCKUCK, P., 1899 — Ueber den Generationswechsel von *Cutleria multifida* Grev. *Wiss. Meeresunters. Abt. Helgol., N. F.* 3 : 95-116.

MUELLER, D. G., 1974 — Sexual reproduction and isolation of a sex attractant in *Cutleria multifida* (Smith) Grev. (Phaeophyta). *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 165 : 212-215.

REINKE, J., 1878 Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Cutleriaceen des Golfs von Neapel. *Nova acta leop.* 40 (2) : 59-96.

SAUVAGEAU, C., 1899 — Les Cutériacées et leur alternance de générations. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, Sér. 8, 10 : 265-362.

SAUVAGEAU, C., 1931 — Sur quelques algues phéosporées de la Rade de Villefranche (A. M.). *Bull. Stat. Biol. Arcachon* 28 : 10-32.

WITTMANN, W., 1965 — Aceto-Iron-Haematoxylin-Chloral Hydrate for Chromosome Staining. *Stain Technology* 40 (3) : 161-165.

YAMANOUCHI, S., 1912 — The life-history of *Cutleria*. *Bot. Gaz.* 54 : 441-502.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Source: MNHN, Paris

A propos de la morphogenèse du *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lamouroux (Phéophycée, Dictyotale); phénomènes corrélatifs mis en évidence sur les tronçons apicaux isolés expérimentalement. *

Jeannette GAILLARD ** et Marie-Thérèse L'HARDY-HALOS ***

RÉSUMÉ. — Des expériences précédentes ont mis en évidence, sur le *Dictyota dichotoma* des relations entre la taille des tronçons apicaux et le comportement des initiales-sœurs apicales. Au cours du présent travail, l'isolement des deux initiales-sœurs au sommet de demi-tronçons a permis de constater, en outre, l'existence de corrélations entre les deux initiales elles-mêmes.

SUMMARY. — In a recent contribution we made known correlations between dimensions of sectionned apical segment of *Dictyota dichotoma* and the evolution of the two sister apical cells of this segment. On the same material, here, we make longitudinal section to obtain two equal half segment, each with an identical apical cell. The comparison of results of the two series of experimentations let know existing correlations between the two sister-cells.

INTRODUCTION

Au cours d'une note antérieure (GAILLARD et L'HARDY-HALOS, 1976) nous avons montré que l'isolement des initiales-sœurs de *Dictyota*, au sommet de tronçons courts ($h<300$ μm) déséquilibre le développement des branches-sœurs. Ce comportement, comparé à celui des branches portées au sommet de tronçons longs ($h>800$ μm) ou de thalles intacts démontre l'existence de corrélations morphogènes en provenance de la fronde sous-jacente. Au cours du présent travail, et après avoir résumé ces premiers résultats expérimentaux, nous tenterons de confirmer l'existence de corrélations entre les deux initiales elles-mêmes, ou les cellules sous-apicales, ce que suggèrent déjà les variations de comportement observées suivant la distance (D) qui sépare les deux initiales au début de l'expérience.

* Cet article est dédié à Monsieur le Professeur M. CHADEFAUD à l'occasion de son Jubilé scientifique.

** Laboratoire de Biologie végétale marine, 7, Quai Saint-Bernard, 75230 PARIS Cédex 05.

*** Laboratoire de Biologie CNRS Faculté des Sciences, Route de Laval, 72017 LE MANS Cédex.

Rev. Algol., N. S., 1977, XII, 1-2 : 101-110.

Source MNHN Paris

RAPPEL DES PRINCIPAUX CARACTERES MORPHOLOGIQUES DU *DICTYOTA DICHOTOMA* (cf. CHADEFAUD, 1960, 1967)

L'initiale apicale est responsable de l'édification du thalle dont la croissance est télomique. Cette initiale fournit des cellules axiales par une série de cloisonnements transversaux. Ce sont les cellules axiales ainsi formées qui en se divisant longitudinalement et toujours dans le plan perpendiculaire à la surface du thalle, sont responsables de la structure polystique. Les ramifications dichotomes et caractéristiques de l'espèce interviennent lorsque l'initiale apicale interrompt ses cloisonnements transversaux et met en place une cloison longitudinale et deux initiales-filles apicales à l'origine de deux branches égales ou quasi égales. Ces branches-filles se développent et se ramifient de la même manière que la branche mère. La différence maximale de longueur observée dans la nature entre deux branches-sœurs est de 0,94 mm. Selon le rythme et le nombre des divisions longitudinales des cellules axiales, sous-apicales, l'élargissement du thalle est plus ou moins rapide et plus ou moins important; c'est ainsi qu'il atteint couramment 4,5 mm dans la variété *dichotoma*, mais ne dépasse guère 700 μm dans la variété *implexa*.

Au moment où l'initiale apicale change de fonctionnement et effectue son cloisonnement longitudinal, la longueur de la branche sous-jacente est très variable; il n'y a, en apparence, aucune relation entre celle-ci et le déclenchement de la dichotomie. Il faut noter que la longueur d'une ramification résulte à tout moment du rythme de deux phénomènes simultanés : les cloisonnements cellulaires transversaux (apicaux et peut-être aussi intercalaires) et l'allongement des cellules.

Enfin, le *Dictyota dichotoma* a les caractères d'un cladothalle : les filaments axiaux et polystiques qui donnent aux frondes leur forme générale se couvrent sur leurs deux faces planes, de cellules corticantes assimilables à des coxale pleuridiennes (cf. CHADEFAUD, 1960).

RAPPEL DES EXPÉRIENCES ANTÉRIEURES ET DES RÉSULTATS OBTENUS (GAILLARD et L'HARDY-HALOS, 1976)

Des tronçons courts ($h<300\mu m$) et longs ($h>800\mu m$) ont été isolés en tenant compte, au début de l'expérience, de la distance qui sépare l'une de l'autre les deux initiales (D) et en choisissant des apex dont les futures branches ont un développement à peine ébauché, ce que concrétise la faible dimension de d (cf. fig. 1) qui n'est jamais supérieure à 100 μm. Les résultats obtenus sont les suivants :

1) Au sommet des tronçons courts, les deux branches-sœurs ont un comportement modifié et l'une d'elles est nettement défavorisée par rapport à l'autre. Ce déséquilibre est d'autant plus accentué que la distance qui sépare les deux initiales au début de l'expérience est plus faible. Lorsque D est inférieur à 250 μm l'une des deux initiales est totalement inhibée tandis que l'autre développe une branche unique (cf. Planches I et II, comportement des témoins T).

Source : MNHN, Paris

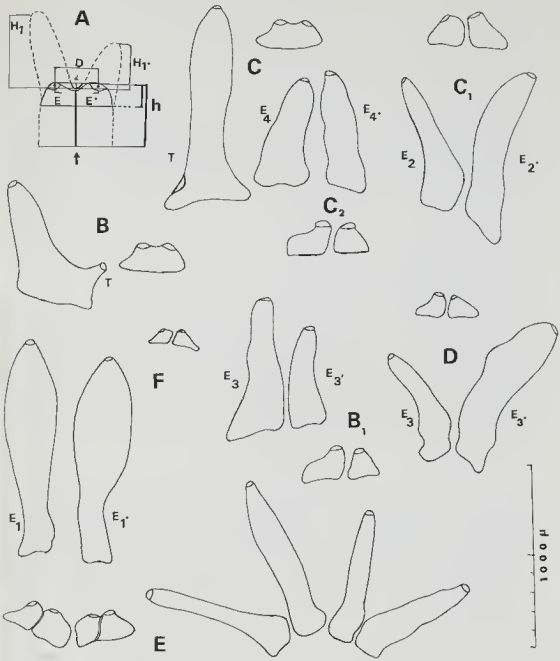


Fig. 1. — A : Schéma de l'expérience. — B et B_1 : Expérience D 18, témoin T et demi-tronçons E_3 et E_3'. — C, C_1 et C_2 : Expérience D 19, témoin T, demi-tronçons E_2 et E_2' et demi-tronçons E_4 et E_4'. — D : Expérience D 20, demi-tronçons E_3 et E_3'. — E : Expérience D 26, demi-tronçons E_1 et E_1' - E_2 et E_2'. — F : Expérience D 27, demi-tronçons E_1 et E_1'.

2) Au sommet des tronçons longs chacune des deux initiales-sœurs engendre une branche, quelle que soit la distance D qui les sépare. Les inégalités entre branches-sœurs nous sont apparues plus importantes que sur les plantes entières, mais en aucun cas, les branches courtes n'ont une taille négligeable. Ajoutons ici

Source MNHN, Paris

qu'une série expérimentale plus récente mais semblable à celle-ci dans son principe a permis de constater qu'à partir d'une taille de 350 μm, les tronçons apicaux ont un comportement de tronçons longs. Nous pourrons donc dans ce qui suit, caractériser les tronçons longs par $h > 350$ μm.

Ces résultats expérimentaux nous ont amenés à faire les remarques suivantes :

1) Puisque la dominance exercée par une initiale sur l'autre est plus forte sur les tronçons courts, il existe donc des corrélations entre les initiales et la fronde sous-jacente. L'état de celle-ci, et notamment sa taille, agit sur le comportement des couples d'initiales-sœurs. Plus les tronçons apicaux sont courts et plus la dominance d'une branche sur l'autre est forte. A la limite, la branche dominée ne se développe plus.

2) Toutefois, même au sommet de tronçons courts, le comportement des deux branches n'est pas homogène, et dépend de la distance qui sépare les deux initiales au moment de l'expérience. L'initiale favorisée est moins dominante lorsque la distance qui la sépare de l'autre atteint 400 μm.

Cette dernière observation suggère l'existence de corrélations entre les deux initiales elles-mêmes. Pour la confirmer nous avons entrepris une nouvelle série expérimentale : sur des tronçons isolés ayant les mêmes caractéristiques, les deux initiales sœurs ont été séparées l'une de l'autre par une incision totale de chaque tronçon en deux demi-tronçons. Ce sont quelques uns des résultats de cette expérience qui sont exposés et figurés ici.

ISOLEMENT DE DEMI-TRONÇONS APICAUX ET RÉSULTATS OBTENUS

Deux lots expérimentaux sont constitués, l'un de tronçons longs ($h > 350$ μm) et l'autre de tronçons courts ($h < 300$ μm) et sont répartis en séries expérimentales comprenant un tronçon témoin et un ou plusieurs tronçons expérimentaux, issus de la même plante et de taille peu différente au début de l'expérience.

Les tronçons témoins sont entiers, et les tronçons expérimentaux sont incisés sur toute leur longueur, et donc séparés en deux demi-tronçons E et E' indépendants l'un de l'autre. Dans tous les cas, la distance D est inférieure à 250 μm, puisque c'est la situation qui s'est montrée la plus intéressante au cours des expériences antérieures.

Au terme de l'expérience, la longueur des branches H_1 (la plus longue) et H_1' (la plus courte) est mesurée. Les mesures obtenues au bout d'un mois sur les tronçons longs et de deux mois (à cause de leur croissance plus lente) sur les tronçons courts, ont servi aux calculs des moyennes données dans le tableau. D'autre part, quelques unes des expériences sont figurées au trait ou photographiées.

Au vu des résultats nous pouvons faire les remarques suivantes :

1) Le comportement des tronçons témoins longs et courts est connu; nous l'avions déjà mis en évidence : sur les témoins longs les deux branches H_1 et H_1' sont bien développées, tandis que sur les témoins courts, la branche H_1 est seule

Source : MNHN, Paris

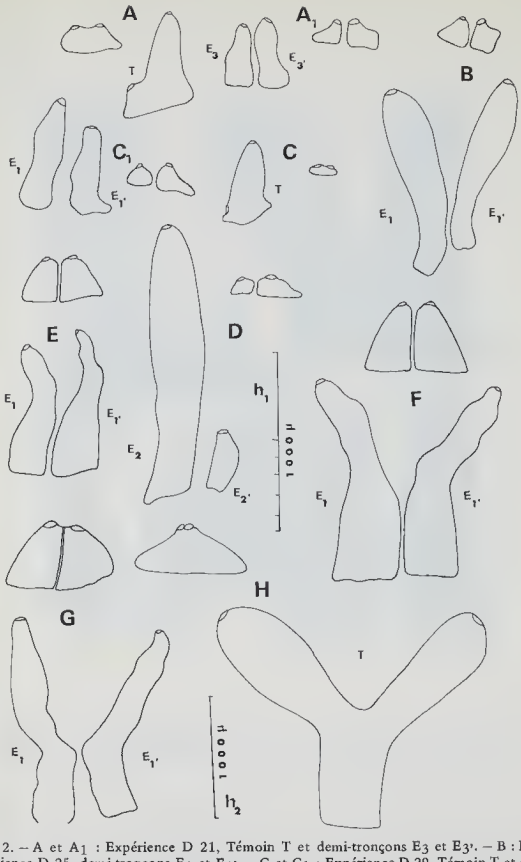
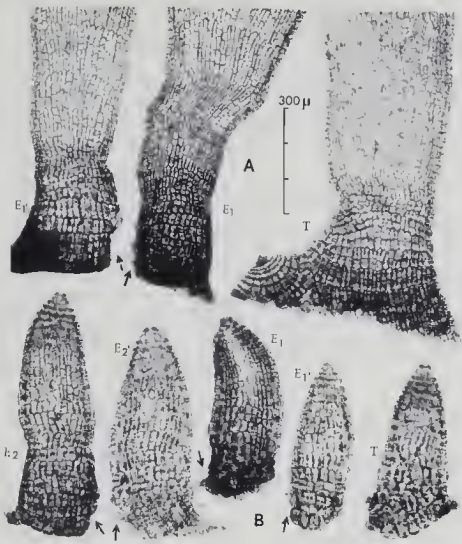


Fig. 2. — A et A_1 : Expérience D 21, Témoin T et demi-tronçons E_3 et E_3'. — B : Expérience D 25, demi-tronçons E_1 et E_1'. — C et C_1 : Expérience D 29, Témoin T et demi-tronçons E_1 et E_1'. — D : Expérience D 27, demi-tronçons E_2 et E_2'. — E : Expérience 2 L D, demi-tronçons longs E_1 et E_1'. — F : Expérience 3 L D, demi-tronçons longs E_1 et E_1'. — G : Expérience 1 L D, demi-tronçons longs E_1 et E_1'. — H : Expérience 10 L D, témoin T. (Échelle h_1 valable pour les figures A, A_1 - B, C, C_1 - D. Échelle h_2 valable pour les figures E - F - G - H.)

Source : MNHN, Paris

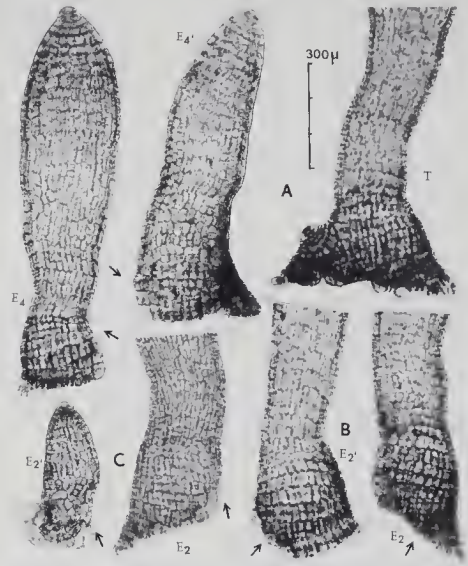


Pl. I. — A : Expérience D 27; les deux demi-tronçons E_1 et E_1' et le témoin T. — B : Expérience D 29; les demi-tronçons E_1 et E_1', E_2 et E_2' et le témoin T. (voir aussi les figures au trait). Les flèches indiquent la trace de la section longitudinale entre deux demi-tronçons.

existante, la branche H_1' est annulée à cause de l'inhibition subie par l'initiale.

2) Le comportement des demi-tronçons longs est peu différent de celui des témoins correspondants : les branches H_1 et H_1' engendrées respectivement par les demi-tronçons E et E' sont quasi équivalentes. En revanche, les demi-tronçons courts diffèrent de leurs témoins, puisque les deux demi-tronçons E et E' engendrent chacun une branche; et de plus, les deux branches formées H_1 et H_1' ont le plus souvent la même taille.

Source : MNHN, Paris



Pl. II. — A : Expérience D 19 : les deux demi-tronçons E4 et E4' et le témoin T. — B : Expérience D 19; les deux demi-tronçons E2 et E2'. — C : Expérience D 27 (suite de la pl. I); les deux demi-tronçons E2 et E2'. (voir aussi les figures au trait). Les flèches indiquent la trace de la section longitudinale entre deux demi-tronçons.

3) Le rythme de croissance d'un tronçon apical est proportionné à sa taille. Ainsi, sur des tronçons longs qui mesuraient en moyenne 1 105 µm (GAILLARD, L'HARDY, 1976, cf. tableau), les branches H_1 et H_1' mesuraient, un mois plus tard, respectivement 3 650 et 1 800 µm, soit une moyenne de 2 725 µm. Au cours de la présente expérience, les tronçons longs entiers qui mesurent en moyenne 975 µm ont engendré des branches dont la taille moyenne est de 1 110 µm.

Source MNHN, Paris

4) Il faut encore noter quelques faits : en comparant le développement en un mois de la branche unique des tronçons courts entiers (en moyenne 1 000 μm) avec celui atteint en deux mois par les deux branches des demi-tronçons courts (596 μm et 493 μm soit au total 1 089 μm), on s'aperçoit que : a) réduit de moitié, le tronçon apical croît deux fois moins vite, et b) au sommet des demi-tronçons courts, les deux branches se partagent l'activité de croissance qui est totalement répartie sur la branche dominante au sommet des tronçons courts entiers.

5) Au cours d'une de nos expériences, (D 27, E_2 et E_2', planche II et figure II) les deux branches H_1 et H_1', très inégales, ont été engendrées par deux demi-tronçons eux-mêmes très inégaux. Ce cas indique encore une relation entre la taille du tronçon et le développement de la branche mise en place par l'initiale.

CONCLUSIONS

1) Le développement des branches engendrées par les initiales-sœurs nées d'une division dichotome, dépend de la taille du tronçon de thalle (ou du thalle entier) sous-jacent. Mais avant de conclure à une relation directe entre le rythme de division des initiales et le rythme de croissance des branches, de nouvelles expériences sont indispensables, en effet : a) vraisemblablement les cellules sous-jacentes aux branches participent elles-mêmes à l'élongation, et cela d'autant plus qu'elles sont plus nombreuses et donc que le tronçon est plus long, b) il est possible que l'activité segmentogène des initiales-sœurs et le développement des branches correspondantes ne soient pas simultanés, le second phénomène se déroulant au cours d'une période de repos des initiales.

2) Les deux branches issues d'une dichotomie de l'initiale apicale ont entre elles des relations compétitives, qui dans les conditions normales aboutissent à une activité équilibrée et se traduisent par leur développement comparable. Cette compétition devient nettement défavorable à l'une des branches lorsque les deux initiales-sœurs sont isolées à l'apex de tronçons de taille réduite; cette condition expérimentale provoque l'inhibition d'une ramification. Il semble que la dominance d'une branche sur l'autre résulte en premier lieu d'une information acropète, mais cette information est interprétée différemment suivant que les deux initiales et leurs demi-tronçons sous-jacents sont en place ou au contraire séparés par une incision. Dans ce dernier cas la croissance globale des branches H_1 et H_1' est équivalente à celle de la branche unique H_1 engendrée au sommet des tronçons courts intacts.

3) Il reste beaucoup à faire pour comprendre le fonctionnement des apicales de *Dictyota dichotoma*. La présente étude se limite à l'un des stades qui suivent la dichotomie de l'initiale apicale, à savoir, lorsque la distance qui sépare les deux initiales-sœurs est comprise entre 80 et 200 μm. Il convient d'envisager d'autres étapes du développement et notamment le cas où la dichotomie est en cours et celui où elle vient de s'achever. L'expérimentation actuellement poursuivie par l'une de nous (J. G.) doit pouvoir apporter des éléments de réponse à divers problèmes de morphogenèse en analysant plus précisément : 1) le méca-

Source : MNHN, Paris

nisme de la dichotomie, 2) l'évolution cellulaire qui accompagne l'inhibition réversible ou définitive d'une initiale, 3) le caractère des relations entre initiales au cours du développement normal d'une part, et sous l'effet des remaniements expérimentaux d'autre part.

Moyenne des mesures de :	Témoins tronçons longs h 350 µm D 250 µm	Demi-tronçons longs quasi égaux E E' h 350 µm D 250 µm	Témoins tronçons courts h 350 µm D 250 µm	Demi-tronçons courts quasi égaux (E = E')
D	70 µm	144,5 µm	99 µm	123,5 µm
d	15 µm	49,5 µm	15 µm	25 µm
h	975 µm	625 µm	83 µm	150 µm
H_1	1 170 µm	990 µm	614 µm	596 µm
H_1'	1 050 µm	929 µm	0 µm	493 µm

Tableau. – Comportement des demi-tronçons courts et longs. La distance qui sépare les deux initiales avant l'incision est inférieure à 250 µm. (Comparer ce tableau à celui qui concerne les tronçons entiers; cf. Gaillard et L'Hardy-Halos l.c.).

Source : MNHN, Paris

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHADEFAUD, M., 1967 — La morphologie des végétaux inférieurs: données fondamentales problèmes. *Soc. bot. France Mém.* 115 : 5-41.

CHADEFAUD, M. et EMBERGER, L., 1960 — Traité de Botanique I. Les végétaux non vasculaires. Masson et Cie Éd., Paris : 1-1016.

GAILLARD, J.,et L'HARDY-HALOS, M.-Th., 1976 — Corrélations morphogènes et comportement des initiales-filles chez le *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lamouroux (Phéophycée, Dictyotale). *C. R. Acad. Sc. Paris*, (sous presse).

Source MNHN Paris

POLYMORPHISME ET ENVIRONNEMENT CHEZ LES *FELDMANNIA* (ECTOCARPACÉES)

Michèle KNOEPFFLER-PÉGUY *

RÉSUMÉ. — Dans le cadre d'un travail tendant à préciser les relations qui unissent les *Feldmannia* aux *Acinetospora*, le rôle prépondérant des facteurs de l'environnement est mis en évidence. Agissant parfois ponctuellement sur certains caractères morphologiques, leur action combinée est indirectement responsable des passages réversibles d'une forme à l'autre chez un même individu au cours de son existence. La plasticité morphologique propre à la plupart des Ectocarpacées et leur sensibilité aux variations du milieu ambiant expliquent le polymorphisme inter et intraspécifique.

SUMMARY. — In the present work, one tried to define the relations which link *Feldmannia* to *Acinetospora* and the prevailing role of the environmental factors is shown. They sometimes act on single morphological characters and their combined action is indirectly responsible for the reversible passage from one form to another in a same individual during its existence. The morphological plasticity proper to most of the Ectocarpaceae and their sensibility to the variations of the environment explain the inter- and intraspecific polymorphism.

INTRODUCTION

HAMEL, le créateur du genre *Feldmannia* (1939) définit ces Ectocarpacées comme «des Algues de petite taille, formant des touffes ou des gazons, ramifiées seulement vers la base, ayant une zone de croissance généralement à peu de distance de cette base et, par suite, munies de pseudopoils souvent très longs. Organes pluriloculaires ovales, allongés, équilatéraux, généralement pédicellés et non sériés.»

Cytologiquement, toutes les espèces présentent des pyrénoïdes (caractère primitif commun aux membres de la famille des Ectocarpacées) mais à la différence des vrais *Ectocarpus*, les cellules des *Feldmannia* sont néoplastidiées, c'est-à-dire pourvues de nombreux plastes indépendants. L'habitus de ces Algues est donc bien caractérisé.

Cependant, une certaine hétérogénéité se constate au niveau spécifique. Les

* Laboratoire Arago, 66 650 BANYULS sur MER.

Rev. Algol., N. S., 1977, XII, 1-2 : 111-128.

Source : MNHN, Paris

espèces européennes (et vraisemblablement les autres) sont très polymorphes et quelques unes présentent entre elles de telles affinités qu'il est parfois difficile de les distinguer. Les espèces des côtes d'Europe (une douzaine environ) et leurs variétés ont été regroupées en trois ensembles[1] (KNOEPFFLER-PÉGUY, 1970) :

- Premier groupe :
  1) *Feldmannia caespitula* (J. Agardh) Knoepffler, 1970
     = *Ect. caespitulus* J. Agardh, 1842
     = *F. paradoxa* Hamel, 1939 (*non* Montagne)
     = *Ect. paradoxus* ssp. *lebeliides* Ercegovic, 1955.
  2) *F. caespitula* var. *lebelii* (Crouan) Knoepffler, 1970
     = *F. lebelii* (Crouan) Hamel, 1939
  3) *F. kjellmani* Kylin, 1947
     = *E. paradoxus* Kjellman *non* Montagne *in* Rosenvinge et Lund du Kattegatt.
  4) *F. paradoxoides* (Ercegovic) Knoepffler, 1970
     = *E. paradoxoides* Ercegovic, 1955.
- Deuxième groupe :
  1) *F. irregularis* (Kuetzing) Hamel, 1939.
  2) *F. irregularis* ssp. *lebeliides* Ercegovic, 1955.
  3) *F. sp.* (Waern inéd.) Knoepffler, 1970.
  4) *E. dalmaticus* Ercegovic, 1955 et *E. dalmaticus* f. *acinetiformis* Ercegovic, 1955.
- Troisième groupe :
  1) *F. globifera* (Kuetzing) Hamel, 1939.
  2) *F. simplex* (Crouan) Hamel, 1939.
  3) *F. paradoxa* (Montagne) *non* Hamel.
     = *E. paradoxus* Montagne, 1840.
     = *E. paradoxus in* Ercegovic, 1955.
     = *E. paradoxus in* Rosenvinge et Lund, 1941 du Limfjord.
     = *E. simplex in* Sauvageau, 1933 ?

A l'intérieur d'un même groupe, et surtout chez les plantes âgées, les différences sont souvent faibles et de nombreuses formes intermédiaires existent.

Ce polymorphisme inter et intraspécifique est-il influencé par l'action conjuguée de certains facteurs de l'environnement et dans quelle mesure ? Quelle est l'incidence de cette action sur le cycle biologique de ces Ectocarpacées ?

C'est à ces questions qu'a donné partiellement réponse une étude expérimentale primitivement entreprise dans une tout autre optique (KNOEPFFLER-PÉGUY, 1974). Ces recherches ont en effet été conduites dans le but de préciser les relations systématiques unissant les *Feldmannia* à d'autres Ectocarpacées,

1. Les espèces endophytes et parasites dont l'appartenance au genre est souvent controversée, ont volontairement été exclues de ce regroupement.

Source : MNHN, Paris

		Feldmannia sp. Wiern		*Feldmannia kjellmani* Kylin	
OCTOBRE NOVEMBRE	16°	AK AK Plantes typiquement «F» id. Apparition des propagules et des monospores dans les 2 especes fin novembre, dès que la température a diminué.			
DECEMBRE		Milieu AK (31 ‰)	Milieu AR (34 ‰)	Milieu AK (31 ‰)	Milieu AR (34 ‰)
	11°	G_1o reste «F» G_1d = «A»	id	Développement de la partie rampante. Effacement progressif des zones de croissance secondaires. Intensification de la ramification. Types «F» en évolution vers «A».	Majorité de types «A»
	4°	G_1o reste «F» G_1d = «A» (donc id. qu'à 11°)	G_1o évolue de «F» en «A» Formation d'uniloculaires (?)	Types «F» ou bien «A» évoluant en «F»	
JANVIER	10°	G_1o et G_2d = «F» G_1j = «A»		Apparition de rameaux courts chez la plante mère Majorité de types «A»	Majorité de types «A».
	3,5°	G_1o = «F»	G_1o évolue en «A»	Majorité de plantes «F» mais non typiques	
FEVRIER	9°	G_1o tend vers «A» G_1d, G_1f = «A» G_2d = «F»	Nette majorité de «A» Pas de formation de pluriloculaires (≠ AK) Monosporocystes vrais.	G_1n et ses descendants ont évolué en «A» (présence d'uniloculaires). G_1d également	G_2d «A» (≠ AK) donc pas de modifications dues au transfert, mais 2 tailles de loges chez les pluriloculaires. id. chez G_1.
	5°	Nette majorité de plantes de type «A»		Les diverses générations sont stériles	G_1n = «F» mais présence de monosporocystes sur la base
MARS	8°	G_1d fixée, retour à la forme «F». Pas de descendance chez la plante mère.	Majorité de «A» G_1ma = «A» Descendance nombreuse de la plante mère		
	6°				
AVRIL	10°	G_2d = «F» G_2ma libre = «F» avec longs pseudopoils.	G_1o est restée «A» G_1f, G_1ma retour à la forme «F». G_2ma = plantes minuscules (1 mm) à filaments irréguliers.	Majorité de plantes de type «F».	
	7°				
MAI	11°		G_1m est plutot de type «A».	Toutes les plantes sont de type «F», il n'y a plus de type «A».	
JUIN	13°	G_2d = «F» avec une base rampante fertile et capable de bouturer.	G_1ma a tendance à évoluer en «Giffordia».	Toutes les plantes sont de type «F»	

Tableau I. — Comparaison des résultats par mois, en fonction de la température et de la salinité.

a) les diverses générations sont désignées par la lettre G, suivie d'un chiffre (ordre) puis d'une lettre (mois de naissance, ex : G_1o : 1ère génération née en octobre de la plante mère. G_2ma : 2ème génération née en mars d'une G_1.

b) «F» habitus de *Feldmannia*; «A» habitus d'*Acinetospora*.

c) les milieux sont représentés par la lettre A (milieu A de BOALCH) suivie des lettres K (salinité moyenne de Kristineberg, 31‰) ou R (salinité moyenne de Roscoff, 34‰).

Source MNHN, Paris

les *Acinetospora*, que certains auteurs tels KORNMANN (1953) et, à sa suite, CARDINAL (1964) estimaient être les sporophytes diploïdes des premiers. Or, l'expérience a montré que les zoïdes des espèces considérées étaient tous capables de se développer sans copulation mais que, pourtant, il existait entre les diverses générations apogamiques issues les unes des autres un très grand polymorphisme. D'autres recherches sur les Ectocarpacées, telles que celles de RUSSELL (1967a et b) ou de RAVANKO (1970) ont d'ailleurs déjà montré que des générations homoloques quant au type des organes reproducteurs formés et au nombre haploïde ou diploïde des chromosomes, la morphologie peut être très différente et vraisemblablement induite par le conditionnement externe. Chez les Ectocarpacées, l'interprétation des faits est souvent délicate : les phénomènes de parthénogenèse et d'apoméïose y sont fréquents; il n'est donc pas facile de faire la part entre les manifestations d'ordre purement génotypique et celles d'ordre phénotypique conditionnées par le milieu et, de ce fait, plus ou moins stables.

Ce sont donc les manifestations de ces phénomènes dans le milieu naturel et en culture que cette étude s'est efforcée de traduire, en considérant, non pas l'action de tel ou tel facteur sur un caractère donné, mais l'évolution morphologique, au cours des saisons, des individus appartenant aux diverses générations.

Chez bon nombre d'algues, et particulièrement chez les Phéophycées, des espèces provenant d'habitats très différents sont capables de se comporter de façon identique en culture, alors que d'autres, rencontrées dans des régions éloignées mais dans des conditions de vie comparables, présentent des variations importantes de leur cycle de reproduction (CARAM, 1965). Or, les facteurs susceptibles d'intervenir dans les diverses manifestations du polymorphisme sont multiples : ils sont habituellement étudiés séparément, successivement et sur des périodes assez courtes.

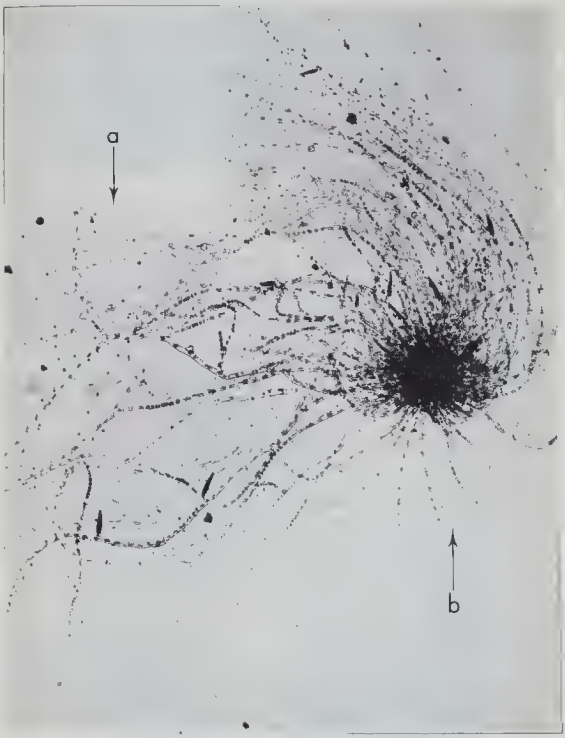
I. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des espèces d'origines géographiques très différentes ont été choisies :

- sur la côte occidentale de Suède : *Feldmannia* sp. (Waern) Knoeppfler, 1970 et *Feldmannia kjellmani* Kylin, 1947.
- sur la côte méditerranéenne des Albères : *Feldmannia caespitula* (J. Ag.) Knoepffler, 1970. La variété *lebelii* de cette dernière, qui se rencontre surtout sur les côtes atlantiques françaises n'a pu être récoltée en raison de sa rareté à l'époque où le travail a été effectué; elle aurait dû compléter cette étude expérimentale.

Les conditions de milieu des régions où vivent ces Algues (Mer du Nord, Atlantique et Méditerranée Occidentale) ont été partiellement «reconstituées» notamment en ce qui concerne la salinité et les variations saisonnières de la température (KNOEPFFLER-PÉGUY, 1972). Le comportement des plantes mères et celui des diverses générations successives obtenues dans ces diverses conditions a été suivi durant de longues périodes. L'incidence éventuelle du mode de vie libre ou fixé sur la morphologie des plantes considérées a également été recherchée.

Source : MNHN, Paris



Pl. I. — *Feldmannia* sp. Waern. Aspect au mois de mai de la génération G_2d (née en décembre; sal. 31‰) : sur le thalle prostré de type acinétosporien (a), s'érigent, au printemps, des filaments typiquement «*Feldmannia*» (b).

Source MNHN Paris

Enfin, plusieurs milieux de culture différents, vitaminés ou non, ont été utilisés : ERDSCHREIBER (1935), Von STOSCH (1964) et BOALCH (1961).

II. ACTION DU MILIEU SUR LA MORPHOLOGIE ET LA REPRODUCTION

Du point de vue de la structure naturelle des thalles, comme toutes les Ectocarpacées, les *Feldmannia* sont des formes filamenteuses ramifiées qui dérivent du type protothallien ou mieux nématothallien (CHADEFAUD, 1968) : filaments rampants d'abord atélomiques (sans point végétatif différencié) puis télomiques sur lesquels s'érigent des «axes» dressés également filamenteux, théoriquement haplostiques, à zone de croissance intercalaire multicellulaire et à ramification toujours latérale.

Les espèces épilithes ou conchycholes sont généralement des nématothalles hétérotriches complets (parties prostrée et érigée du thalle d'égale importance). (Pl. I).

Au contraire, dans le cas des espèces de *Feldmannia* vivant en épiphytes sur les *Cystoseira*, la base, réduite à des rhizoïdes, est enfoncée dans les cryptes pilifères de l'hôte et seul la partie dressée se développe. Le nématothalle hétérotriche est alors incomplet.

Enfin, le thalle prostré, qui se développe en premier lieu, peut rester prépondérant sur les parties dressées : c'est alors que se réalise une structure acinetosporienne (KNOEPFFLER-PÉGUY, 1972).

L'étude du comportement en culture, suivant les modalités indiquées plus haut a montré que les individus de *Feldmannia* passent au cours de l'année par des stades acinétosporiens typiques, plus ou moins stables, plus ou moins durables et, suivant les conditions et les «saisons», reprennent à certaines époques l'habitus caractéristique de *Feldmannia*. Le passage réversible d'une forme à l'autre est fonction du milieu ambiant (KNOEPFFLER-PÉGUY, sous presse).

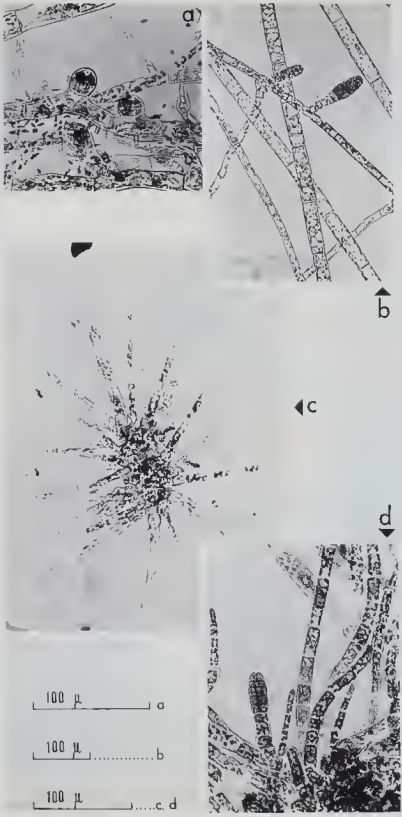
1. ACTION DES FACTEURS PHYSIQUES

a. Le facteur température

C'est certainement et de loin le facteur le plus déterminant de la morphologie des Ectocarpacées; il conditionne les passages réversibles de la forme *Feldmannia* «F» à la forme *Acinetospora* «A», mais il ne peut agir qu'en liaison avec les autres facteurs (notamment la salinité et l'âge des plantes).

Les résultats de l'expérimentation (KNOEPFFLER-PÉGUY, 1974b) ont démontré en effet la tendance chez les individus à acquérir, à conserver, à perdre ou à retrouver l'une ou l'autre structure en fonction des variations de la température. Chez les deux espèces de Scandinavie, dans des conditions données, la «saison froide» entraîne l'apparition directe (générations nées en hiver) (Pl. I et II; fig. 1), ou indirecte (transformation progressive des thalles de type «F») de thalles acinetosporiens (Pl. II a, b). De même, chez *F. kjellmani*, l'abaissement

Source : MNHN, Paris



Pl. II. — *Feldmannia kjellmani*, Kylin. a, b : plante mère au mois de décembre (3 mois de culture; salinité 31‰). a : formation de monosporocystes sur le thalle rampant; b : hatus acinétosporien. c, d : génération de mars âgée de 3 semaines (même température). c : salinité 31‰; d : salinité 34‰.

Source : MNHN, Paris

de la température accentue le développement du thalle prostré et induit l'apparition de monospores et de propagules ainsi qu'une disposition «acinétosporienne» des zoïdocystes pluriloculaires (fig. 2). C'est également le cas de l'espèce méditerranéenne *F. caespitula*. Inversement, la «saison chaude» permet un retour à la forme *Feldmannia* : sur une plante de type acinétosporien née en décembre, s'érigent au printemps en certains points du thalle prostré les filaments dressés et typiques des *Feldmannia* (Pl. I a et I b).

Ces passages généralement réversibles d'un type à l'autre, sont incontestablement liés aux variations saisonnières de la température, mais il faut, une fois encore, insister sur le fait que c'est l'action combinée des différents facteurs écologiques qui intervient.

b. Le facteur lumière

La précarité des conditions matérielles de l'expérience n'a pas permis de tester ce facteur dans le cas des cultures des espèces originaires de Scandinavie; dans celui des cultures de *Feldmannia* et *Acinetospora* méditerranéens, la quantté d'énergie lumineuse fournie dans les enceintes climatiques étaient très inférieure et tout à fait disproportionnée (trente fois inférieure en été, par temps modérément couvert !) par rapport à celle que reçoivent ces mêmes espèces dans la nature (KNOEPFFLER-PÉGUY 1972b).

Curieusement, le comportement des Algues de Scandinavie ne semble pas avoir été affecté et la lumière ne semble pas avoir eu d'influence notable, chez elles, sur les passages de la forme *Feldmannia* «F» à la forme *Acinetospora* «A» et inversement.

Au contraire, si les transformations en *Acinetospora* ont été de règle chez les *Feldmannia* de Méditerranée, le retour à la forme «F» a été beaucoup plus rare et, chez les *Acinetospora* étudiés, n'a pas réellement été observé.

Sans doute faut-il en chercher la raison dans le fait que les Algues scandinaves, récoltées au Nord de la Suède par 8 m de fond, vivent naturellement dans une certaine pénombre, tandis que le *Feldmannia caespitula* (J. Ag.) Knoepffler se rencontre en été sur le *Cystoseira mediterranea* à la surface des eaux et subit une insolation intense tout au long de l'été. Cette espèce a donc certainement, pour réaliser son thalle, des exigences beaucoup plus grandes envers la lumière que les deux autres.

Il est d'ailleurs à remarquer que les zoïdes des espèces nordiques possèdent un stigma bien coloré et présentent un phototropisme positif net alors que le stigma, chez les espèces méditerranéennes est pâle, très peu visible, et passe souvent inaperçu.

Dans un autre ordre d'idées, ROBERTS et RING (1972), étudiant le *Scytosiphon lomentaria*, ont observé qu'une diminution de l'intensité lumineuse entraînait un ralentissement de la croissance des germinations et que la reprise plus ou moins rapide de celle-ci, sous une forte intensité, était fonction du temps passé sous faible éclairement. Rien de tel n'a été observé ni chez les *Feldmannia*

Source : MNHN, Paris

Pl. III. — *Feldmannia* sp. Waern. Diverses générations de l'hiver (1 à 2 mois). a, b, c, e, f : habitus acinétosporien (zoïdocystes groupés en bouquet, propagules, ramification unilatérale...) (salinité 34‰). d : habitus de type *Feldmannia* (en mars).

Source MNHN, Paris

ni chez les *Acinetospora* qui se développent très rapidement.

La formation et l'allongement des pseudopoils en été, aussi bien dans la nature qu'en culture, ne dépend pas du facteur lumineux, ni, apparemment, des caractères physico-chimiques du milieu. Quels que soient en effet, dans les cultures, l'éclairement, la salinité et la composition chimique du milieu utilisé, les pseudopoils se forment régulièrement en grand nombre en «été» et en «automne» (reconstitués artificiellement) et disparaissent au début de «l'hiver» lorsque la température est diminuée. C'est également le cas dans la nature, pour les espèces méditerranéennes en tout cas. Il semblerait donc qu'il s'agisse là d'un mécanisme interne lié à la température ou même, vraisemblablement, indépendant des conditions externes.

La production des axes dressés n'est pas non plus influencée par la lumière, comme chez *Giffordia sandriana* où leur formation est retardée en jours courts et sous faible intensité (CHURCHILL, 1960). Il semblerait plutôt que, chez les *Feldmannia* et les *Acinetospora*, l'allongement des rameaux courts soit en relation avec le mode de vie libre ou fixée à un substrat.

Le problème se pose différemment pour les organes de reproduction. La quantité et la qualité de la lumière fournie à ces Ectocarpacées influent sans conteste sur le nombre et la nature de ces organes (particulièrement les zoïdocystes pluriloculaires et les sporocystes uniloculaires). Suivant les époques et dans toutes les cultures (plantes méditerranéennes aussi bien que nordiques), les zoïdocystes pluriloculaires (Pl. I, II a et d, III a; fig. 1, 2 et 3) se sont toujours formés naturellement ainsi que les monosporocystes et les propagules mais il a toujours été très difficile d'obtenir des sporocystes uniloculaires et, en tout cas, impossible de faire germer isolément leurs zoospores. Or, CHURCHILL (1969) a lui aussi constaté l'action de la lumière et de la photopériode sur le type d'organes reproducteurs formés chez *Giffordia sandriana*.

Il est donc fortement probable que, dans le cas présent, la production de sporocystes uniloculaires et surtout leurs aptitudes reproductrices aient partiellement été inhibées par l'insuffisance de l'éclairement. Pour MUELLER (1962), le photopériodisme n'intervient chez *Ectocarpus siliculosus* que dans la mesure où il influe sur la quantité totale d'énergie lumineuse fournie et cet auteur considère plutôt la température comme facteur déterminant de la discrimination des types de zoïdocystes, ce qui apparaît comme très vraisemblable.

Chez les *Feldmannia* et les *Acinetospora*, en cultures, les monosporocystes commencent généralement à se former «en hiver», et, peu à peu, supplantent les zoïdocystes pluriloculaires; ils apparaissent très tôt sur la partie rampante des thalles (Pl. II a), et, comme les propagules, proviennent soit du bourgeonnement latéral ou apical d'une cellule, soit de la transformation d'un ou plusieurs articles intercalaires; ils peuvent être soit isolés soit groupés en chapelets. Le déterminisme de leur formation est difficile à préciser, mais il est sûrement soumis, lui aussi, à la température, beaucoup plus qu'à l'éclairement.

Source : MNHN, Paris

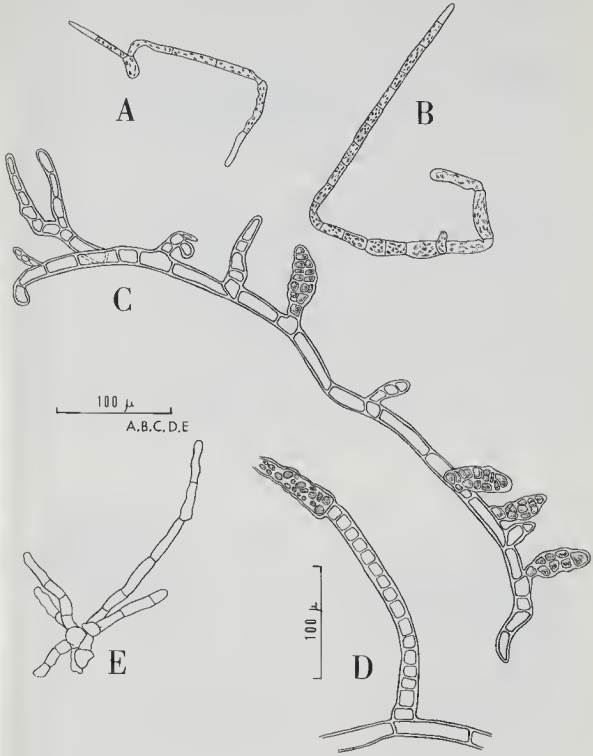


Fig. 1. — *Feldmannia* sp. Waern. Plantules de première génération nées en hiver. A, B, E : 2 à 3 jours : sal. 31‰. C, D : 7 jours : sal. 34‰ (déjà fertiles).

Source : MNHN, Paris

c. La salinité

Elle joue un rôle important dans la morphogenèse de ces Algues et influe surtout sur le diamètre des filaments, sur la rapidité d'évolution des thalles et sur l'apparition, plus ou moins précoce, des organes de reproduction.

La planche II (c, d) présente deux plantes de la même génération (G_1ma), du même âge (3 semaines), et dans les mêmes conditions de température (R). L'une, en AKR (31‰) n'est encore qu'une plantule indifférenciée, l'autre en ARR (34‰) est un *Feldmannia* déjà fertile. Deux mois plus tard, les différences auront disparu et les deux plantes seront des *Feldmannia* identiques et typiques.

Nous avons vu dans l'étude consacrée aux *Feldmannia* des côtes d'Europe (KNOEPFFLER-PÉGUY, 1970) que, dans la nature, les différences de taille et la répartition des formes étaient vraisemblablement liées aux grandes variations de la teneur en sel, dans la mer du Nord (fonte des glaciers nordiques) et dans l'Adriatique (sursalinité saisonnière due au régime pluviométrique). Les résultats obtenus en culture corroborent cette hypothèse.

Par ailleurs, le tableau I montre une prédominance des formes «A» dans les milieux à salinité plus élevée (AR). Cependant, là encore, ce facteur n'intervient réellement qu'en fonction de la température. De même dans la nature, en Méditerranée, les *Acinetospora* se rencontrent souvent dans les cuvettes calmes, exposées à des augmentations de la température et de la teneur en sel par suite de l'évaporation. En Suède, les endroits où ont été récoltées les formes rapportées au genre *Acinetospora* (KNOEPFFLER-PÉGUY, 1974) répondaient aussi

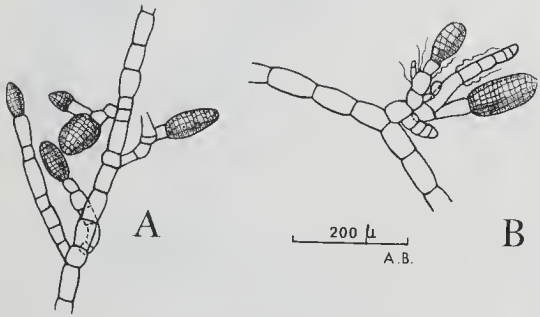


Fig. 2. — *Feldmannia kjellmani* Kylin. Génération d'hiver (80 jours environ). Bouquets de zoïdocystes pluriloculaires se formant à intervalles réguliers.

Source : MNHN, Paris

à ces conditions.

En culture, chez un même individu, les caractères «F» et «A» coexistent plus volontiers dans les milieux à salinité de 31‰ que dans ceux à 34‰ où ne subsistent plus à la fin, après un stade transitoire plus ou moins long, que des caractères «A».

Il est à remarquer, enfin, que dans la nature aussi bien qu'en culture, les espèces septentrionales de *Feldmannia* offrent, aux variations de ce facteur, une meilleure résistance que les espèces méridionales.

2. INFLUENCE DE LA COMPOSITION CHIMIQUE DU MILIEU

Aucun changement notable de la morphologie des thalles n'a été enregistré lors du remplacement d'un milieu par un autre. L'action de la composition chimique se fait plutôt sentir sur le port des plantes et, jusqu'à un certain point, sur leur pigmentation.

- Le milieu vitaminé de Von STOSCH favorise les ports dressés et une coloration plus intense de l'ensemble du thalle. Dans le milieu A de BOALCH, au contraire, les plantes sont beaucoup plus étalées, souvent plus pâles et de consistance molle mais l'aspect général reste le même et ce milieu est moins favorable aux Diatomées.

La pigmentation ne dépend d'ailleurs pas uniquement de ce facteur. Les individus porteurs en été (dans la nature aussi bien qu'en culture) de pseudopoils abondants et très développés paraissent très pâles mais reprennent une coloration intense au début de l'hiver avec la disparition de ces pseudopoils. Là encore, doit jouer un mécanisme interne partiellement lié à la température et à la lumière.

- ROBERTS et RING (1972) ont pu mettre en évidence l'influence de la teneur en phosphates et en nitrates du milieu sur la morphogenèse des germinations de *Scytosiphon lomentaria* (thalles filamenteux ou discoïdes). Contrairement à ces observations, chez les *Feldmannia* cultivés au cours de cette expérience, la réalisation de «pseudodisques» à partir des filaments «rampants» de la base est indépendante de la composition du milieu. Elle dépend du substrat mais surtout de l'âge des Algues et l'on a pu observer tous les stades entre les filaments rampants plus ou moins ramifiés et les «disques» résultant de leur coalescence (fig. 3 A et B). Elle dépend aussi, certainement, d'autres facteurs, également d'origine interne : lorsque, sur les filaments rampants acinétosporiens des *Feldmannia caespitula*, s'érigent des touffes d'axes dressés, susceptibles de devenir des *Feldmannia*, on assiste à une coalescence en «pseudodisque» de la région des filaments qui leur a donné naissance. Les autres parties des filaments prostrés sont alors condamnées à disparaître ou à se comporter de même un peu plus loin.

3. INFLUENCE DU MODE DE VIE

Lorsque RUSSEL (1967) a étudié en détail les formes libres de l'*Ectocarpus*

Source MNHN Paris

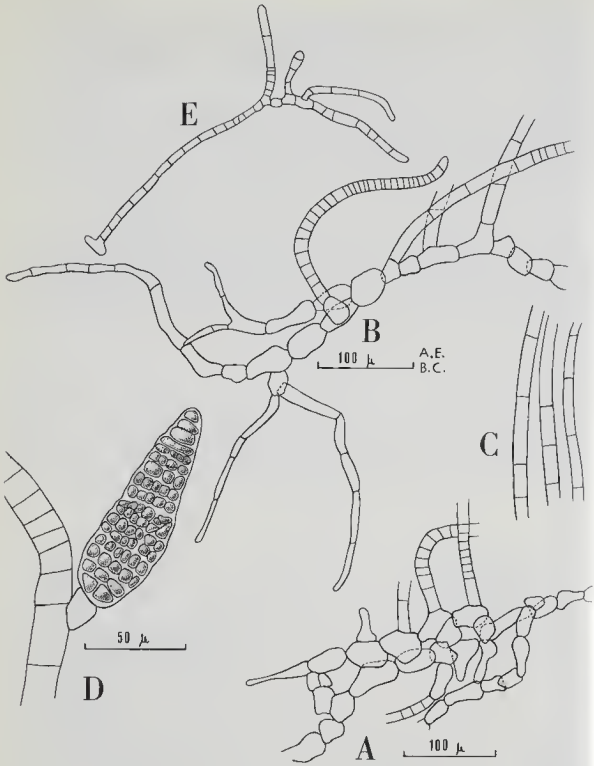


Fig. 3. — *Feldmannia* sp. Waern. Génération d'octobre âgée de 80 jours. A, B : aspects du thalle prostré; début de coalescence; C : diamètre des axes dressés; D : zoïdocyste pluriloculaire latéral; E : jeune plantule de 2 jours.

Source MNHN, Paris

fasciculatus, il a observé qu'elles étaient capables de se reconstituer à partir de fragments et que la fertilité y était moindre que chez les formes fixées. Pour ce botaniste, l'état de vie libre entraîne des modifications de l'angle d'insertion des ramifications (augmentation), de la longueur des ramifications latérales (réduction) et de la taille des zoïdocystes (réduction également). Ce n'est pas le cas des *Feldmannia* et des *Acinetospora* chez lesquels, au contraire, les formes libres et libérées se caractérisent par l'augmentation du nombre des ramifications latérales et leur allongement considérable. La libération des thalles primitivement fixés inhibe partiellement la chute des rameaux dressés. La fertilité semble également plus tardive chez les plantes libres, ce qui expliquerait l'existence, dans la nature, de très longues mèches d'*Acinetospora* vivant dans des conditions difficiles, très développées (plusieurs dizaines de centimètres) mais résolument stériles.

Par contre, l'état libre ne caractérise absolument pas la forme *Acinetospora* comme on aurait pu être tenté de le croire. Les formes libres d'*Acinetospora*, très spectaculaires, paraissent plus fréquentes dans la nature que les formes fixées, mais ce n'est qu'une impression.

L'espèce *Feldmannia caespitula* de la Méditerranée pose le problème des relations hôte-épiphyte. La difficulté de reconstitution du type «F» chez les plantes méditerranéennes est peut-être due aussi à l'absence de l'hôte habituel : *Cystoseira mediterranea* (PEGUY, 1965). Cela supposerait un épiphytisme strict de cette espèce sur les *Cystoseira* et cela expliquerait que sa répartition en Europe se calque sur celle de ses hôtes. Aux diverses espèces vicariantes de *Cystoseira* correspondraient alors les diverses variétés de *Feldmannia* du même groupe. La morphologie de ces Ectocarpacées serait alors fonction des conditions de milieu imposées par l'hôte.

Si M. WAERN (comm. orale) a réellement trouvé *F. kjellmani* en profondeur aux Baléares (et il n'y a aucune raison d'en douter), cette espèce regrouperait les formes et variétés épilithes de profondeur.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Ainsi les *Feldmannia* (et les *Acinetospora* avec lesquels ils ne forment en réalité qu'un seul genre, KNOEPFFLER-PÉGUY, 1974b) diffèrent des autres genres d'Ectocarpacées (notamment *Ectocarpus* et *Giffordia*) dans leurs réactions particulières envers le milieu externe. Cependant, comme tous les membres de la famille, ce sont des Algues précocement fertiles (en fonction du milieu) et très prolifiques. Elles font preuve également, en fonction de leurs conditions d'existence et de leurs âges, de la même étonnante plasticité que RAVANKO (1970) a mis en évidence dans la nature chez différentes Ectocarpacées. En culture, elles offrent généralement une réponse morphologique rapide sinon immédiate à toute sollicitation de ce milieu en fonction de leur âge.

Cette influence prépondérante des facteurs de l'environnement sur la morphologie des thalles de *Feldmannia*, en particulier, prouve combien il est vain d'accorder une valeur réelle à la plupart des critères morphologiques auxquels la

Source MNHN, Paris

détermination de ces plantes fait actuellement appel : ceux-ci ne devraient être utilisés que dans des conditions bien définies. En cela, RAVANKO (1970) qui leur conteste toute valeur systématique a parfaitement raison bien que certaines de ses conclusions paraissent quelque peu excessives.

Les phaeoplastes eux-mêmes sont sujets à des variations importantes et il existe des cas où ces organites deviennent si nombreux qu'ils semblent se souder en un seul phaeoplaste de type *Ectocarpus*.

La rapidité de reproduction jointe à l'extrême sensibilité aux sollicitations extérieures semblerait faire de ces Algues un matériel biologique parfait pour des études de morphogenèse. Il n'en est malheureusement rien : aux divers phénomènes de sexualité, de parthénogenèse ou d'apoméiose, si fréquents, se surajoutent les manifestations de multiplication végétative par bouturage ou propagules et, dans bien des cas, la germination *in situ* des zoïdes; il est très difficile et souvent impossible de déterminer la nature et l'origine exacte des zoïdes qui donnent naissance aux diverses générations. Du fait de ces difficultés et de l'absence de copulations au cours des expériences, le cycle biologique d'alternance de générations n'a pu être précisé; tout au plus une hypothèse a été formulée (KNOEPFFLER-PÉGUY, 1974b). Il n'a donc pu être question de calculer l'incidence de l'action du milieu externe sur un tel cycle.

Par contre, l'étude, suivie au cours d'une année, du comportement en culture d'espèces de *Feldmannia* d'origines géographiques très différentes et celui des diverses générations qu'elles ont engendrées dans des conditions climatiques variées, a permis de répondre aux questions concernant les liens de parenté existant entre *Feldmannia* et *Acinetospora* : ceux-ci sont totalement indépendants de la notion d'alternance de génération et de phases cytologiques. Les structures de type *Acinetospora* «A» observées chez les *Feldmannia* ne correspondent pas à de simples phénomènes de convergences morphologiques mais sont des modifications passagères (réversibles) plus ou moins durables, plus ou moins stables, liées indubitablement à l'action indirecte des facteurs externes. Ceux-ci influent vraisemblablement sur la synthèse d'une ou de plusieurs substances morphogènes.

Feldmannia et *Acinetospora* ne doivent donc pas être considérés comme des entités distinctes mais comme les aspects morphologiques d'un seul et même genre.

Enfin, l'évolution morphologique au cours des saisons des individus appartenant aux différentes générations permet de comprendre les variations morphologiques importantes au sein d'une même espèce.

De même s'expliquent les nombreuses manifestations du polymorphisme interspécifique que l'on observe aussi bien en culture que dans la nature.

C'est pour moi un bien agréable honneur que de pouvoir dédier ce travail à Monsieur le Professeur M. CHADEFAUD à l'occasion de son jubilé. Qu'il trouve ici un témoignage de ma respectueuse reconnaissance.

Source : MNHN, Paris

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOALCH, G. T., 1961 — Studies on *Ectocarpus* in culture. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 41 (1) : 279-286; 41 (2) : 287-304.

CARAM, B., 1965 — Recherches sur la reproduction et le cycle sexué de quelques Phaeophycées. *Vie et Milieu* 16 (1A) : 21-221.

CARDINAL, A., 1964 — Étude sur les Ectocarpacées de la Manche. *Nova Hedw.* 15 : 1-86, 41 fig.

CHADEFAUD, M., 1960 — Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie). *In* : CHADEFAUD, M. & EMBERGER, L., Traité de Botanique Systématique 1, Paris, Masson : I-XV, 1-1018.

CHADEFAUD, M., 1968 — La morphologie des végétaux inférieurs : données fondamentales et problèmes. *Soc. Bot. Fr. Mém.* 115 : 5-41.

CHURCHILL, A. C., 1969 — The influence of selected environmental factors on growth and reproduction in the brown alga *Giffordia sandriana* (Zanardini) Hamel. *Ph. D. Thesis* (n. p.), Univ. of Oregon, 1968 : 1-90.

FELDMANN, J., 1937 — Les Algues marines de la côte des Albères. III. Phaeophyceae. *Rev. Algol.* 9 : 243-335.

FELDMANN, J. & G., 1941 — Influence de la vie en eau douce sur la morphologie et la cytologie de l'*Enteromorpha marginata* J. Ag. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord* 22 : 289-292.

HAMEL, G., 1931-1939 — Phéophycées de France, Paris : I-XLVII, 1-432, 10 pl.

KNOEPFFLER-PÉGUY, M., 1970 — Quelques *Feldmannia* Hamel, 1939 (Phaeophyceae, Ectocarpales) des côtes d'Europe. *Vie et Milieu* 21 (1A) : 137-188.

KNOEPFFLER-PÉGUY, M., 1972a — Comportement de deux espèces suédoises de *Feldmannia* cultivées en diverses conditions de température et de salinité. *Bull. Soc. bot., Mémoires 1972* : 101-104.

KNOEPFFLER-PÉGUY, M., 1972b — Étude expérimentale du polymorphisme chez quelques Ectocarpales (*Feldmannia* et *Acinetospora*). I. Méthodes d'étude expérimentale. *Vie et Milieu* (1973) 23 (2A) : 171-189.

KNOEPFFLER-PÉGUY, M., 1974a — Le genre *Acinetospora* Bornet 1891 (Phéophycées-Ectocarpales) *Vie et Milieu* 24 (1A) : 43-72.

KNOEPFFLER-PÉGUY, M., 1974b — Recherches sur le polymorphisme en culture de quelques Ectocarpacées (*Feldmannia* et *Acinetospora*). Thèse d'État, Université de Paris VI.

KNOEPFFLER-PÉGUY, M. (sous presse) — *Feldmannia* et *Acinetospora* (Ectocarpacées), *Phycologia*.

KORNMANN, P., 1953 — Der Formenkreis von *Acinetospora crinita* (Carm.) nov. comb. *Helgoländer. Wiss. Meeresunters.* 4 : 205-224.

KORNMANN, P., 1956 — Artspezifische Entwicklungsgänge in der Gattung *Ectocarpus*. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* 6 (1) : 84-99.

MUELLER, D. G., 1962 — Ueber Jahres und lunarperiodische Erscheinung bei einigen Braunalgen. *Bot. marina* 4 (1-2) : 140-155.

MUELLER, D. G., 1963 — Sporangienbildung bei *Ectocarpus siliculosus*. *Publ. Sta. zool. Napoli* 33 (3) : 310-314.

MUELLER, D. G., 1964 — Life cycle of *Ectocarpus siliculosus* from Naples, Italy. *Nature (Lond.)* 203 (4951) : 1402.

MUELLER, D. G., 1966 — Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Braunalge *Ectocarpus siliculosus* aus Neapel. *Planta* 68 : 57-68.

Source : MNHN, Paris

MUELLER, D. G., 1967 — Generationswechsel, Kernphasenwechsel und Sexualität der Braunalge *Ectocarpus siliculosus* im Kulturversuch. *Planta* 75 : 39-54.

PÉGUY, M., 1965 — Sur la croissance en culture de quelques individus de *Cystoseira mediterranea* (J. Ag.) Sauv. en vue de l'étude du cycle de reproduction d'une Ectocarpacée épiphyte. *Vie et Milieu* 16 (2A) : 811-819.

RAVANKO, O., 1970 — Morphological, developmental and taxonomic studies in the *Ectocarpus* complex (Phaeophyceae). *Nova Hedwigia* 20 : 179-252.

ROBERTS, M. & RING, F. M., 1972 — Preliminary investigations into conditions affecting the growth of the microscopic phase of *Scytosiphon lomentarius* (Lyngb.) Link. *Soc. bot. Fr., Mémoires 1972* : 117-128.

RUSSEL, G., 1967a — The genus *Ectocarpus* in Britain. II. The free-living forms. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 47 : 233-250.

RUSSEL, G., 1967b — The ecology of some free-living Ectocarpaceae. *Helgoländer. Wiss. Meeresunters.* 15 : 155-162.

Source : MNHN, Paris

ANALYSES BIBLIOGRAPHIQUES

P. BOURRELLY

BACKHAUS, D. – Beiträge zur Oekologie der benthischen Algen des Hochgebirges in den Pyrenäen. II. Cyanophyceen und übrige Algengruppen. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 1976, 61 (4) : 471-516, 8 pl.

L'auteur avait déjà collaboré à une étude des Diatomées des Pyrénées, voici la deuxième partie de cette étude qui s'attache aux autres groupes d'algues. Dans ce mémoire l'auteur étudie deux stations d'eau courante, une source à *Lemanea* et un torrent non pollué où se retrouve un groupement classique : *Chamaesiphon, Homoeothrix* et *Hydrurus*. Il passe ensuite aux associations littorales et benthiques du lac de Port-Bielh. Il reconnaît, suivant la profondeur, 6 zones. La plus profonde est une prairie à *Nitella* avec *Homoeothrix* et *Lyngbya*, elle est suivie d'une zone à *Hydrococcus* et *Siphononema*, puis vient le groupement à *Schizothrix funalis* et *Hydrococcus cesatii*, suivi de 2 zones à *Nostoc zetterstedtii* et nous arrivons à la première ceinture submergée à *Schizothrix lacustris* et *Calothrix parietina*. La zone émergée, mouillée par le choc des vagues, renferme des *Pleurocapsa* et des *Chroococcales*. Ces biocénoses sont comparées à celles des lacs alpestres, bien connues par les travaux de RUTTNER, GEITLER, KANN.

Une partie importante de systématique critique, avec une excellente illustration, termine ce mémoire sur l'écologie des algues de haute montagne.

BALECH, E. – Clave illustrada de Dinoflagelados antarticos. *Inst. antart. Argent. Dir. nac. Antartico, IAA* 1976, 11 : 99 p., 69 fig.

L'auteur donne une étude des Dinoflagellés strictement localisés dans les eaux marines antarctiques. Une clef très précise conduit au nom de l'espèce, de plus chaque espèce est figurée et une courte diagnose indique les caractères systématiques permettant la détermination. Les Dinophycées arctiques sont représentés par 68 taxons où dominent les *Protoperidinium* (37 taxons), les *Gymnodinium* (8) et les *Dinophysis* (7). Le genre *Ceratium* n'y figure que pour 2 espèces. L'illustration, très soignée, est presque entièrement originale. Le texte est en espagnol, mais il est accompagné d'une traduction en anglais. De plus un substantiel résumé en français, en anglais et en allemand sert d'introduction à cet opuscule.

Cette mise au point, simple et complète, rendra service à tous les océanographes.

Source : MNHN, Paris

BOEHM, A. — Morphologische Studien im Bereiche der Pyrrhophyta. Das Problem Form und Selektion. *Bibl. Phycolog.* 1976, 22 : 119 p., 32 pl.

Ce petit livre, fruit de 40 années d'études sur les Dinophycées est à la fois fort intéressant et très déprimant. L'auteur, à l'aide d'une solide argumentation, illustrée par une série de planches, montre de façon détaillée notre ignorance sur ce grand groupe. Il insiste particulièrement, avec des exemples bien choisis, sur l'absence de théories cohérentes permettant de comprendre ou d'expliquer les convergences de formes, ou même de séparer de façon sûre les diverses espèces. Il démolit avec vigueur toute idée de phylogénie. Sa conclusion, pessimiste au possible, se résume par 12 questions, auxquelles aucune réponse n'est possible. Il s'agit d'un vigoureux pamphlet qui combat avec vigueur toutes les «idées reçues» et qui peut, soit éteindre les enthousiasmes, soit les fouetter. Personnellement après 40 années de systématique des algues unicellulaires, nous restons optimiste et nous nous réjouissons de voir qu'il reste des problèmes à résoudre.

CHADEFAUD, M. — Les Prasinophycées, remarques historiques, critiques et phylogénétiques. *Bull. Soc. Phycol. Fr.* 1977, 22 : 1-18.

L'auteur fait un court historique de la question des Prasinophycées et montre que dès 1941, sous le nom de «Prasinates» il avait donné une définition de ce groupe. En 1947 il indique que les Prasinophycées, à cratère flagellaire, s'opposent aux Chlorophycées à zoïdes à papille antérieure.

Dans la note actuelle, il précise les caractères des Prasinophycées et par une série de schémas, il reconnaît deux types dans les zoïdes de cette classe : un type «pyramidal» (*Pyramimonas* par exemple) et un type «bilatéral» (*Pedinomonas* et *Nephroselmis*) qui dérive du premier. Les Pocillophycées (ou Loxophycées) par leur amidon extraplastidial se rapprochent des Chromophytes. L'auteur dresse ensuite une phylogénie des algues, avec au centre des Chromophytes, la classe des Cryptophycées qui se rattache aux Pré-Rhodophycées. Ainsi on trouve un ensemble-charnière des Pocillo-Prasinophycées et Cryptophycées qui conduira d'un côté vers les Chromophytes, de l'autre vers les Chlorophytes.

De même l'étude des zoïdes permet de reconnaître une évolution chlorophycéenne et une évolution chromophycéenne parallèles, toutes deux dérivant d'un zoïde à fosse flagellaire. La conclusion de ce travail résume de façon très précise le rôle charnière des Pocillo-Prasinophycées.

Le lecteur intéressé par la phylogénie aura intérêt à lire aussi la note de M. CHADEFAUD : 1974, «Possibilité d'une origine non symbiotique de la cellule des Eucaryotes, *C. R. Acad. Sc. Paris* 278 : 3079-3081», note qui présente de façon originale le processus possible de la formation des noyau, plaste, mitochondries, reticulum endoplasmique, appareil de Golgi, aux dépens de diverses invaginations du plasmalemme d'une cellule procaryote. Cette note peut servir de préface ou d'introduction à celle sur les Prasinophycées.

COUTÉ, A. et ROUSSELIN, G. — Contribution à l'étude des algues d'eau douce du Moyen Niger (Mali). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* 3ème série, 277, 1975, *Bot.*,

Source : MNHN, Paris

21 : 75-175, 19 pl.

Dans ce mémoire, les auteurs signalent dans la région du Moyen Niger 314 taxons d'algues d'eau douce. Les Diatomées ont été laissées de côté et feront l'objet d'une étude ultérieure. Dans cette florule, les Desmidiées dominent largement avec 222 taxons. Les nouveautés systématiques au nombre de 30 appartiennent surtout aux Desmidiées : 11 nouveautés dans le genre *Staurastrum*, 7 chez *Cosmarium*, 3 chez *Euastrum*, 2 chez *Conatozygon*, 2 chez *Micrasterias*, 2 chez *Xanthidium*, 1 chez *Actinotaenium*. *Characiopsis* et *Oedogonium* offrent 2 var. nov. Parmi ces algues, le nombre des espèces pantropicales est très élevé et atteint 44% de la flore; l'endémisme africain représente la moitié (23%) de cette flore chaude. Ces quelques précisions montrent tout à la fois l'intérêt des algues de cette région, et celle du mémoire analysé. Signalons de plus une iconographie excellente et abondante : 19 planches groupant 156 figures toutes originales.

ETTL, H. – Die Gattung *Chlamydomonas* Ehrbg. *Beih. Nov. Hedwigia* 1976, 49 : 1122 p.

Cet énorme mémoire illustré de 168 planches hors-texte et 58 planches dans le texte donne la somme de nos connaissances sur le genre *Chlamydomonas*. L'ouvrage porte en sous-titre : *Chlamydomonas* et les genres voisins II. En effet il a été précédé en 1970 par un premier volume qui était la monographie du genre *Chloromonas* (*Beih. Nov. Hedwigia* 34 : 283 p., 59 pl.) Ce premier travail donnait une étude morphologique, cytologique et systématique de 135 espèces dépourvues de pyrénoïdes. Le genre *Chloromonas*, ressuscité par ETTL, était inclus dans le genre *Chlamydomonas* dans les ouvrages classiques de PASCHER (1927), de KORCHIKOV (1938), de GERLOFF (1940), de MATVIENKO (1959) et HUBER-PESTALOZZI (1961).

Le mémoire actuel renferme 459 espèces de *Chlamydomonas* (nombre qu'il faudrait compléter par une cinquantaine d'espèces incomplètement décrites). Signalons que la monographie de GERLOFF (1940) indiquait 250 espèces, et celle de HUBER-PESTALOZZI : 318. L'ouvrage de ETTL n'est pas une sèche monographie systématique : les 260 premières pages et les 58 planches du texte sont consacrées à l'étude exhaustive du genre : morphologie, cytologie, sexualité, répartition géographique, écologie, culture sont présentées en une synthèse à la fois simple et complète. Nous attirons spécialement l'attention sur les belles planches montrant l'ultrastructure de *Chlamydomonas* en microscopie électronique.

L'auteur divise le genre en 9 grands groupes, suivant la structure du plaste : 1) *Euchlamydomonas* : plaste en urne avec pyrénoïde basal. 2) *Chlamydella* : plaste en urne avec un pyrénoïde latéral. 3) *Bicoeca* : plaste en urne avec 2 pyrénoïdes latéraux opposés. 4) *Chlorogoniella* : plaste en plaque latérale avec un pyrénoïde. 5) *Pseudogloë* : plaste en H, en tube avec un diaphragme central portant un pyrénoïde, et un noyau antérieur. 6) *Agloë* : à plaste en H, mais à noyau postérieur. 7) *Amphichloris* : à plaste en tube, portant 2 diaphragmes, antérieur et postérieur, munis chacun d'un pyrénoïde. 8) *Pleiochloris* : à plaste en urne avec de nombreux pyrénoïdes. 9) *Sphaerella* : groupe les espèces des neiges

Source : MNHN, Paris

rouges ou vertes dont le plaste à une structure difficile à analyser. Dans chacun de ces groupes une clef de détermination conduit à la détermination spécifique.

Pour chaque espèce l'auteur indique le type et l'iconographie relevée chez divers auteurs; puis vient une diagnose très précise, enfin la répartition géographique et des données sur l'écologie de l'espèce. Chaque espèce est figurée.

Signalons au passage la finesse et l'abondance de l'illustration, ainsi que le grand nombre de figures originales. Le volume se termine par une longue liste, avec commentaires morpho-systématiques des espèces incomplètement décrites, ou n'appartenant pas à *Chlamydomonas*, mais aux genres voisins : *Gloeomonas*, *Chloromonas* etc. Une bibliographie très complète de 30 pages, et un index alphabétique terminent ce mémoire.

Cet important ouvrage est un modèle d'étude monographique. La détermination d'une espèce de *Chlamydomonas* restera une opération longue et difficile, mais grâce à ETTL, elle sera grandement facilitée et deviendra possible. Remercions chaleureusement l'auteur et espérons que le 3ème volume, consacré à *Carteria* verra jour prochainement.

GAERTNER, G. – Verzeichnis der Algenkulturen am Institut für Botanische Systematik und Geobotanik der Universität Innsbruck. *Ber. nat. med. Ver. Innsbruck* 1976, 63 : 67-89, 2 fig.

L'Institut de Botanique d'Innsbruck possède une collection de cultures d'algues cloniques groupant 322 souches : 46 Cyanophycées, 57 Xanthophycées et 216 Chlorophytes. Ces dernières sont surtout représentées par des Chlorococcales, des Ulothricales et des Chaetophorales. Cette collection d'algues vivantes est très intéressante car elle groupe surtout des algues du sol : les unes provenant de l'Algothèque de VISCHER à Bâle, les autres des élèves du Prof. GAERTNER qui ont étudié particulièrement la végétation algale des sols autrichiens.

GUGLIELMI, G. – Étude de quelques espèces marines de Rivulariacées en Microscopie électronique. *Vie et Milieu*, sér. A, 1975, 25 (2) : 189-213, 6 pl.

Ce travail, extrait d'un mémoire de thèse de 3e cycle, apporte des précisions sur la cytologie des Rivulariacées marines. Ces Cyanophycées n'avaient encore pas fait l'objet d'étude ultrastructurale. L'auteur a examiné 6 espèces des genres *Rivularia* et *Calothrix*. La structure fine des poils est précisée : ils présentent toujours des thylacoïdes dilatés et une régression des inclusions de réserve. Cette vacuolisation est suivie en fonction du temps.

L'auteur observe deux types de granules structurés dont l'un est argentaffine, tandis que l'autre est sans doute analogue à la cyanophycine

HANSGIRG, A. – Prodromus der Algenflora von Böhmen I et II. *Bibl. Phycologia* 27a et 27b, 1976.

Les éditions Cramer ont eu la bonne idée de donner une réimpression facsimilé des 2 parties du Prodromus (1888 et 1892) de HANSGIRG, ouvrage classique depuis longtemps introuvable. Le format a été un peu réduit : les lignes

Source : MNHN, Paris

du texte original de 13,2 cm sont ramenées à 11,8 cm, mais cette légère réduction n'est pas gênante et le rendu des figures reste aussi bon que dans le volume original. Une réimpression réussie, qui rendra service à tous les algologues.

LEMOINE, M. – Le genre *Lithoporella* Foslie (algue Rhodophycée Corallinacée) au Tertiaire et au Quaternaire. *Bull. Soc. Géol. France*, 1976, 18 (3) : 773-787, 3 pl.

L'auteur étudie avec précision la structure de *Lithoporella melobesoides* actuel et fossile et en donne la répartition, puis elle passe aux autres espèces fossiles de ce genre. Elle analyse les caractères distinctifs des genres *Dermatolithon, Melobesia* et *Litholepis* et fait une étude des diverses espèces de ces genres en proposant quelques nouvelles combinaisons.

Cette mise au point permet de mettre un peu d'ordre dans ce groupe d'algues calcaires où régnait un grande fantaisie.

LOKHORST, G. M. et VROMAN, M. – Taxonomic study on three freshwater Ulothrix species. *Act. Bot. Neerl.*, 1972, 21 (5) : 449-480.
Taxonomic study on the genus *Ulothrix* (Ulotrichales, Chlorophyceae). II. *Act. Bot. Neerl.*, 1974, 23 (4) : 369-398.
Taxonomic study on the genus *Ulothrix* (Ulotrichales, Chlorophyceae). III. *ibid.*, 1974, 23 (5-6) : 561-662.

Les auteurs, grâce aux observations dans la nature, aux cultures et à l'examen du matériel d'herbier étudient les diverses espèces d'*Ulothrix* dulçaquicoles. Ils s'attachent à montrer les différences avec les genres voisins : *Chlorhormidium* (ou *Klebsormidium*), *Stichococcus* et *Binuclearia*. Ils s'attachent particulièrement à l'influence de la longueur du jour sur la formation des gamètes et des zoospores végétatives et comparent la germination des zygotes et des zoospores.

Une dernière note de LOKHORST, mécanographiée, résume les travaux publiés (Survey of taxonomic studies on the freshwater species of *Ulothrix* in the Netherlands) et donne une clef de détermination des 9 espèces rencontrées. Une liste des espèces douteuses ou mal nommées termine cet ensemble de travaux qui apportent un peu d'ordre et de clarté dans un genre fort difficile.

MUELLER-HAECKEL, A. – Migrationsperiodik einzelliger Algen in Fliessgewässern. *Växtekol. Stud., Uppsala*, 1976, 10 : 40 p., 25 fig.

L'auteur étudie, sur le terrain et en laboratoire, les migrations périodiques des algues unicellulaires des rivières et eaux courantes. Ces populations formées surtout de Diatomées et de quelques espèces de Chlorophycées (*Monoraphidium, Dictyosphaerium, Closterium*) sont soumises à une migration journalière caractéristique. Ainsi la dérive de *Monoraphidium dybowskii* est uniquement nocturne, tandis que les autres algues ont une migration diurne. Cette dérive est suivie d'une période de colonisation des parties en aval. Il s'y ajoute le transport des algues par les larves et les imago d'insectes aquatiques.

Les populations benthiques se développent par colonisation des cellules

Source MNHN, Paris

migrantes et par division cellulaire. Le rapport entre ces deux phénomènes varie de façon régulière le long de l'année, avec, pour les Diatomées, en général, deux maximums (juin et novembre). *Monoraphidium* par contre n'a qu'un maximum très marqué en juin, tandis que *Dictyosphaerium* l'atteint en octobre.

La périodicité annuelle n'est pas uniquement fonction du milieu (lumière, composition chimique) mais aussi d'une «régulation endogène». L'auteur nous donne dans cet important travail une intéressante étude des rythmes journaliers et saisonniers et précise ainsi l'écologie des algues benthiques des eaux courantes grâce à ses patientes observations sur le terrain et à son ingénieuse expérimentation.

SKUJA, H. – Vorarbeiten zu einer Algenflora von Lettland. Bibl. Phycologia, 1976, 26.

Voici une réimpression fac-similé très importante. Elle groupe 5 mémoires de SKUJA : «Vorarbeiten zu einer Algenflora von Lettlands» : I, II, III, IV (1926-1928) et «Beitrag zur Algenflora Lettlands» I (1932-1934). Ces mémoires, imprimés en Lettonie, avant le départ de l'auteur pour la Suède, sont introuvables. La précision des figures, l'importance des commentaires systématiques en font des ouvrages de base pour tous les algologues. Il est dommage que le «Beitrag II, de 1939 ne soit pas incorporé à cette série.

La réimpression, de même grandeur que l'original est parfaite et réjouira tous les algologues.

SKUJA, H. – Zur Kenntnis des Algen Neuseeländischer Torfmoore. *Nov. Act. Reg. Soc. Sc. Upsal.*, sér.V, 1976, C (2) : 159 p., 16 pl. et 4 fig.

Ce mémoire posthume précédé d'une courte introduction biographique par T. WILLEN a toutes les qualités des travaux de SKUJA : précision et beauté des figures, commentaires morphosystématiques d'un grand intérêt. La florule étudiée renferme 453 taxons dont 237 Zygophycées (surtout Desmidiales) et 104 Diatomées. Les nouveautés sont nombreuses (2 *Anabaena*, 1 *Hormidium*, 1 *Zygogonium*, 1 *Zygnemopsis*, 1 *Zygnema*, 1 *Closterium*, 1 *Pleurotaenium*, 11 *Cosmarium*, 1 *Arthrodesmus*, 1 *Xanthidium*, 6 *Euastrum*, 1 *Micrasterias*, 6 *Staurastrum*, 1 *Spondylosium*, 1 *Desmidium*. Parmi ces algues se trouvent de nombreux taxons de régions tropicales et subtropicales. Cette trop brève analyse montrera cependant tout l'intérêt de ce travail qui permet une fois de plus de dire qu'avec SKUJA l'algologie a perdu un de ses meilleurs maîtres.

STARMACH, K. – Phaeophyta, Rhodophyta. Flora Slodkowodna Polski, 1977, 14, 445 p., 180 fig.

L'auteur continue avec persévérance la publication de sa flore des eaux douces polonaises. Dans ce volume, la première partie jusqu'à la page 258 est consacrée aux Phéophytes et aux Rhodophytes d'eau douce, tandis que la 2ème partie p. 260-373, s'occupe des mêmes groupes peuplant la côte polonaise de la mer

Source : MNHN, Paris

Baltique. La première partie intéresse les algologues d'eau douce du monde entier, car l'auteur ne restreint pas son étude aux seules espèces polonaises : ainsi dans les Rhodophycées, il décrit par exemple les genres *Nothocladus*, *Tuomeya*, *Caloglossa*, *Ballia*, etc., qui sont inconnus des eaux douces européennes. Malheureusement pour nous, le texte est en polonais, mais l'auteur a eu l'excellente idée de donner, de la page 375 à la page 407, une clef de détermination très complète des algues brunes et rouges dulçaquicoles. Avec cette précieuse clef, l'illustration très abondante et un bon dictionnaire, cette mise au point très documentée rendra de réels services pour l'étude de ces groupes d'algues.

TOKIDA, J. et HIROSE, H. — Advance of Phycology in Japan. G. Fischer ed., Iéna, 1975, 1 vol., 355 p., 161 fig., 30 tabl.

Ce volume, dirigé par TOKIDA et HIROSE fait une mise au point sur les travaux algologiques effectués ces dernières années au Japon, de 1968 à 1972. Sept chapitres composent le volume et chaque chapitre groupe de un à six articles écrits par des spécialistes différents.

Ainsi le premier chapitre «Phylogénie des algues» présente la structure fine des chloroplastes et la phylogénie des algues par T. HORI et R. UEDA, puis «composition des parois cellulaires en rapport avec la phylogénie» par K. NISIZAWA et S. FUJIBAYASHI-SASAKI; et enfin : «les pigments photosynthétiques des algues et la phylogénie» par H. HIROSE.

Le deuxième chapitre consacré à «la Morphologie des algues» donne une étude des écailles et des flagelles chez les Chrysophycées (E. TAKAHASHI) un article sur la structure fine des frustules des Diatomées (H. OKUNO), une étude cytologique des Phaeophyta (T. OHMORI) et des Rhodophyta et Chlorophyta (H. YABU).

Dans le chapitre 3, M. CHIHARA, donne une synthèse sur «les Rhodophytes et leur cycle». Le chapitre 4 : «Physiologie des algues» présente la physiologie de *Porphyra* (E. OGATA), celle de *Fucus* (S. NAKAZAWA) et celle de *Chlorella* (E. HASE). Y. TSUBO étudie la formation des cellules incolores chez les Algues (surtout blanchiment des *Euglena*). Enfin, la photosynthèse des *Chlorella* fait l'objet d'une note de S. MIYACHI, et celle des autres algues de K. NISIZAWA et T. IKAWA.

M. KATADA et M. SATOMI exposent dans le chapitre 5, l'«Écologie des algues marines» et M. CHIHARA, la «Distribution géographique des algues marines au Japon» dans le chapitre 6. Enfin le dernier chapitre «Importance pratique des algues au Japon» rassemble 4 articles : la fixation de l'azote par les algues (A. WATANABE), la culture de *Porphyra* au Japon (A. MIURA), celle d'*Undaria* (Y. SAITO) et, pour finir, les algues marines en médecine (M. TAKAGI). Trois index : auteurs cités, taxonomie et sujets terminent ce volume.

Comme on le voit, ce livre donne une synthèse des travaux japonais : nous remarquerons quelques oublis : absence des travaux de systématique, absence des travaux sur la limnologie et l'écologie des algues d'eau douce, absence des travaux de floristique, absence de travaux sur les algues d'eaux thermales et sur le phytoplancton marin et lacustre.

Chaque article comporte une excellente bibliographie et nous avons eu l'agré-

Source : MNHN, Paris

able surprise de relever dans l'index des auteurs 20 noms d'algologues français, dont VIRIEUX, GAIN et MIRANDE, ce qui indique une documentation très complète. Un livre fort intéressant qui, par certains articles, dépasse le cadre de l'Algologie japonaise et donne une synthèse d'ampleur mondiale.

Commission paritaire N° 28588
Dépôt légal : n° 627 · Juillet 1977 Imp. Vial, 91410 Dourdan

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source MNHN Paris